N° d'ordre : 307

N° D'ENREGISTREMENT AU C.N.R.S.
A. O. 4563

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR L'OBTENTION DU GRADE DE

## DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Pierre HUGUET**

*1re Thèse :* **Les Euphorbes prostrées de la section *Anisophyllum* : Etudes biométriques, morphologiques et taxinomiques ; notes écologiques.**

*2e Thèse :* ***Proposition donnée par l'Université :***
**La phytogéographie du Saumurois.**

*Soutenues le septembre 1971, devant la Commission d'examen :*

MM. J. VINDT, *Professeur, Directeur de l'Unité de Biologie* ..... *Président.*

A DUCHAIGNE, *Doyen honoraire, Professeur à l'Université de Limoges* .....

P. JOVET, *Directeur de recherches titulaire honoraire au C.N.R.S.*

R. MEZENCEV, *Professeur à l'Université de Nantes, et à l'Ecole nationale supérieure de mécanique* ... } *Examinateurs*

J. EYMÉ, *Professeur* .....

J. SÉCHET, *Professeur* .....

TEXTE

— 1971 —

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543528_0009

N° d'ordre : 307

N° D'ENREGISTREMENT AU C.N.R.S.
A. O. 4563

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR L'OBTENTION DU GRADE DE

## DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Pierre HUGUET**

*1re Thèse :* **Les Euphorbes prostrées de la section *Anisophyllum* : Etudes biométriques, morphologiques et taxinomiques ; notes écologiques.**

*2e Thèse :* ***Proposition donnée par l'Université :***
**La phytogéographie du Saumurois.**

*Soutenues le septembre 1971, devant la Commission d'examen :*

MM. J. VINDT, *Professeur, Directeur de l'Unité de Biologie* ..... *Président.*

A DUCHAIGNE, *Doyen honoraire, Professeur à l'Université de Limoges* .....

P. JOVET, *Directeur de recherches titulaire honoraire au C.N.R.S.*

R. MEZENCEV, *Professeur à l'Université de Nantes, et à l'Ecole nationale supérieure de mécanique* . . } *Examinateurs*

J. EYMÉ, *Professeur* .....

J. SÉCHET, *Professeur* .....

TEXTE

— 1971 —

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

# S O M M A I R E


Pages

A V A N T - P R O P O S 1

I N T R O D U C T I O N 7

P R E M I E R E P A R T I E - ETUDE MORPHOLOGIQUE DE L'APPAREIL VEGETATIF DES EUPHORBES PROSTREES DANS LES CONDITIONS NATURELLES ET EXPERIMENTALES. 15

CHAPITRE I : TYPIFICATION D' E.MACULATA L. 17

CHAPITRE II : MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VEGETATIF CHEZ LES EUPHORBES PROSTREES.ASPECT QUALITATIF. 21

I- Morphologie des tiges 22

A- Historique 22

B- Observations personnelles 22
1- ordre 23
2- gradient 23
3- poils 24
4- couleur
5- section
6- noeud et cicatrice
7- port de la plante et étude de la ramification 25
a- noeud cotylédonaire 26
b- développement d'une tige: E.humifusa Willd. 26
8- influence de la lumière sur le développement des rameaux 30
a- plante éclairée 16 heures par jour 30
b- plante éclairée 8 heures par jour 31

C- Conclusions 31

II- Morphologie des feuilles 32

A- Historique 32

B- La feuille des Euphorbes prostrées. Cas particulier: la feuille d'E.maculata L. 33
1- stipules 33
E.maculata L.
E.chamaesyce L.
E.polygonifolia L.
2- pétiole 35
3- limbe 35
a- couleur 35
b- macule 36
c- poils
d- nervures
e- stomates 37

CHAPITRE III : MORPHOLOGIE ET ETUDE STATISTIQUE APPLIQUEE A LA FEUILLE D'E.MACULATA L., DANS LES CONDITIONS NATURELLES D'ECLAIREMENT 39

I- Etude statistique 40

A- Choix et définition des paramètres 40

B- Méthodes et techniques 42
1- choix de l'échantillon 42
2- provenance des échantillons 42
3- mesures 43
4- partie mathématique 43
a- programme 44
b- définition des termes et exemples
. valeur moyenne = m.arithmétique
. variance
. écart-type 45
. coefficient de corrélation, 45
droites de régression 46

II- Morphologie de la feuille d'E.maculata L. 47

A- Reconstitution de la feuille à partir des constantes biométriques 47

1- feuilles caulinaires gauches 47
a- représentation en moyenne arithmétique 47
b- représentation en limite inférieure et en limite supérieure 48
c- considérations sur les points de tangence gauche et droite 48
d- le coefficient de corrélation : r , sa signification en morphologie 49
e- conclusions 51
2- feuilles d'ordre 2 51
3- feuilles d'ordre 3 52
4- application de la méthode statistique à la détection d'une espèce nouvelle :Euphorbia jovetii 53

B- Résultats numériques 54

CHAPITRE IV : MORPHOLOGIE ET ETUDE STATISTIQUE APPLIQUEE A LA FEUILLE D'E.MACULATA L., DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES D'ECLAIREMENT.PHOTOPERIODISME. 57

I- Méthodes et techniques 57

II- Résultats 58

A- 1er lot : plantes éclairées pendant 16 heures par jour 58

1- feuilles caulinaires 59
2- feuilles d'ordre 2 60
3- point de tangence
4- comparaisons avec la feuille caulinaire-nature 60
5- résultats numériques 61

B- 2e lot : plantes éclairées pendant 8 heures par jour 61

1- résultats statistiques 62
2- remarque 63
3- résultats numériques 63

III- Conclusions 63

CHAPITRE V : NOMBRE ET REPARTITION DES DENTS SUR LES FEUILLES 67

I- Historique 67

II- Observations personnelles 68

A- dans les conditions naturelles d'éclairement 69
1- feuilles caulinaires 69
a- tableaux de mesures
b- interprétation
c- remarques et déductions
d- résumé
2- feuilles d'ordre 2 71
a- définitions
b- tableaux de mesures
c- interprétation
3- feuilles d'ordre 3 72
a- définitions
b- tableaux de mesures
c- interprétation
4- histogrammes des fréquences 73
5- résumé et conclusions 73

B- dans les conditions expérimentales d'éclairement 74
1- plante éclairée en jour long (16 h.) 74
a- feuilles caulinaires 74
b- feuilles d'ordre 2 75
c- résumé et conclusion 75
2- plante éclairée en jour court (8 h.) 76

C- Le photopériodisme- variation du nombre des dents 77
1- en fonction de l'ordre 77
a- feuilles caulinaires 77
b- feuilles d'ordre 2 79
2- en fonction de la position topographique sur la plante 79
3- en fonction de la position topographique sur la feuille 79

III- Conclusion. Répartition des dents sur les feuilles 80

CHAPITRE VI : ANISOPHYLLUM ET ANISOPHYLLIE . ETUDE MATHEMATIQUE DE L'AURICULE DE LA FEUILLE 83

I- Définitions et historique 83

A- le terme "Anisophyllum" 83

B- le terme "Anisophyllie" 84

II- L'auricule 84

A- Définition et limites 84

B- Etude mathématique 85

C- Etude statistique 85
1- propositions 85
2- résultats et discussion 86
a- effet d'ordre 88
b- effet suivant la position topographique sur le rameau 89
c- influence de l'éclairement:photopériodisme 89
3- interprétation géométrique.Images de l'étude analytique des $\underline{a}\ (\underline{a}X^2 + bX + c)$ 89

D- Résumé et conclusions 90

DEUXIEME PARTIE - ETUDE ANATOMIQUE DES PLANTULES ET DE L'APPAREIL VEGETATIF 93

CHAPITRE I : ANATOMIE DES PLANTULES 95

I- Plantule d'E.maculata L. 95

A- Racine 95
1- la racine à 2 mm de la coiffe 97
2- la racine à 4 mm de la coiffe
3- la base radicale à 2 mm du collet

B- Hypocotyle 97
1- base de l'hypocotyle
2- hypocotyle à 1 mm du collet 98
3- hypocotyle à 1,5 mm du collet
4- hypocotyle à son tiers inférieur 99
5- sommet de l'hypocotyle

II- Anatomie comparée.Conclusions 100

CHAPITRE II : ANATOMIE DE LA PLANTE ADULTE (E.maculata L.) 103

I- Structure générale : caractéristiques essentielles 103

A- Racine 103

B- Tige 103

C- Feuille 104

II- Eléments constitutifs du bois secondaire 104

A- Fibres simpliciponctuées ou fibres libriformes 104

B- Trachéides vraies ou cellules conductrices fibriformes 104

C- Trachéides ouvertes ou éléments de vaisseaux fibriformes 105

D- Eléments de vaisseau typique 106

E- Parenchyme ligneux 106

TROISIEME PARTIE - ETUDE MORPHOLOGIQUE DE QUELQUES ELEMENTS DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR 107

CHAPITRE I : LA CYATHE DES EUPHORBES PROSTREES 109

I- Capsules 109

A- Disque hypogyne 110

B- Pistil 111

II- Glandes et appendices 112

A- Glandes 112

B- Appendices 112

CHAPITRE II : LA GRAINE DES EUPHORBES PROSTREES 115

I- Généralités 115

A- Définitions 115

B- Historique et mesures des graines,selon les Auteurs 116

1- historique 116

2- mesures des graines,selon les Auteurs 118

C- Conclusions 119

II- Biométrie et étude statistique 120

A- Matériel 120

B- Mesures 121

C- Résultats 121
1- établissement du diagramme des fréquences 121
a- série discontinue 122
b- série continue 122
2- tableau des résultats numériques 123
3- histogrammes des fréquences
4- constantes biométriques
5- étude des rapports . Corrélations
a- rapport H/L
b- étude graphique des rapports.Détermination des droites de régression 124
6- application :étude critique d'un lot de graines 125

D- Morphologie et biométrie de la graine des Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum 128
1- E.maculata 128
2- E.humifusa 131
3- E.serpens 132
4- E.chamaesyce 134
5- E.polygonifolia 135
6- E.peplis 137

E- Conclusions et déductions. Synopsis des caractères analytiques permettant l'identification des Euphorbes prostrées (sur le frais) 138
1- couleur des glandes 139
2- couleur des appendices 139
3- morphologie et couleur des capsules 139
4- morphologie et couleur des graines 141

QUATRIEME PARTIE - INTRODUCTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE DES EUPHORBES PROSTREES.PREMIERS RELEVES FLORISTIQUES ET EDAPHIQUES 143

CHAPITRE I : Euphorbia maculata L. 147

I- Relevés floristiques par localités et stations 148

A- Paris 148

B- Ouest de la France 149
Tours
Saumur
Nantes 150

C- Centre de la France 150
Limoges
Issoudun et Levroux 151

D- Sud-est de la France 152
Antibes
Cannes etc.

E- Suisse 152
Genève

F- Sud-ouest de la France 153
Dax , Biarritz 153
Le Boucau , Bayonne 154
Saubusse , Le Moustey 155
Arcachon 156
Talence , Bordeaux , Pessac 157

II- Conditions édaphiques par localités ou stations 157

A- Tableau récapitulatif 158

B- Analyse de terre (cimetière d'Issoudun) 159

C- Résumé 161

CHAPITRE II : Euphorbia serpens et Euphorbia jovetii 163

I- Relevés floristiques par localités ou stations 164

II- Conditions édaphiques par localités ou stations 167

A- Tableau récapitulatif 168

B- Analyse de terre (Le Boucau) 169

C- Résumé 173

CHAPITRE III : Euphorbia humifusa 175

CHAPITRE IV : Euphorbia polygonifolia, Euphorbia peplis Euphorbia chamaesyce 181

CHAPITRE V : Conclusions à l'étude de l'écologie des Euphorbes prostrées 189

C O N C L U S I O N S G E N E R A L E S 193

B I B L I O G R A P H I E 202

A N N E X E 213

A N N E X E -

p.213

I- Partie mathématique p.215

Etude statistique des feuilles.Programmation ..... 1

. statistique à une variable 1

. statistique à deux variables ..... 2

. fichier sortie ..... 3

Détermination du changement d'axes ..... 4

Identification des paraboles par la méthode des moindres carrés 6

. problème posé ..... 6

. solution mathématique ..... 7

. programmation ..... 12

Etude statistique des graines . Programmation ..... 16

II- Euphorbia jovetii , nov.sp. ..... p.235 21

---

SECOND FASCICULE

Tableaux ..... I à XXVI

Figures ..... 1 à 101

# AVANT- PROPOS

Lorsque,professeur de lycée,j'enseignais les sciences naturelles, mes goûts m'ont toujours porté vers la botanique.Sans doute est-ce un atavisme puisque mon grand-père maternel Paul POURCHET (1858-1914) a herborisé toute sa vie dans le Jura et la Franche-Comté;il fut,à l'époque,le correspondant de Gaston BONNIER. Je crois qu'il se serait intéressé à mon travail et c'est pour cette raison que,dès le début de ce mémoire,j'ai voulu évoquer son souvenir.

Sur les conseils de M.le professeur DUCHAIGNE , Doyen honoraire de la Faculté des sciences de Limoges,j'ai pris contact avec M.et Mme Paul JOVET,du Muséum national d'histoire naturelle,en 1963. En accord avec M.VINDT,professeur à l'Université de Bordeaux I, ils m'ont proposé d'aborder l'étude d'un groupe polymorphe et complexe très mal connu: celui des Euphorbes prostrées.

Il est rapidemant apparu que pour mettre au point une méthode d'analyse précise qui puisse être généralisée,il était préférable de limiter,dans un premier temps,cette étude aux espèces croissant en Europe occidentale.

J'ai d'abord tout naturellement utilisé les méthodes de la morphologie classique pour les connaître et les comprendre. Je me suis vite aperçu que,compte tenu du polymorphisme,des variations écologiques et des synonymies inextricables (chaque espèce a reçu au moins une fois le nom des cinq autres),les procédés d'analyse classiques étaient insuffisants.Aussi ai-je jugé utile de faire appel aux méthodes biométriques. L'étude mathématique a pu être menée à bien grâce au concours de M.le professeur MEZENCEV , de M. Michel DASSE ,de l'I.U.T. d'Angers et de M. Jean-Paul PERIN, de l'Université de Nantes.

C'est donc sous la direction collégiale de botanistes de diverses tendances et de mathématiciens que ce travail a été effectué. C'est dire toute la reconnaissance que je dois à ces guides et que je me fais un plaisir d'exprimer ici.

M. le professeur VINDT,monographe des Euphorbiacées du Maroc,s'est vivement intéressé à mon travail dès le début. Sa vaste connaissance des Euphorbes a été pour moi le plus précieux des enrichissements.J'ai toujours trouvé près de lui l'accueil le plus amical.Au cours de mes nombreux séjours à Bordeaux pendant les périodes de vacances

universitaires il a bien voulu mettre son laboratoire à ma disposition et me faire profiter des conseils qui m'ont été si utiles pour l'élaboration de ce travail. En acceptant de présider mon jury de thèse il ne pouvait me faire plus grand honneur et plus grand plaisir. Je lui exprime ma très sincère gratitude.

C'est ma plus grande joie de pouvoir compter M. le professeur DUCHAIGNE, doyen honoraire, de l'Université de Limoges, parmi les membres de mon jury. Il fut mon premier maître en Botanique, à Poitiers. J'ai toujours gardé le souvenir de ses cours si clairs, si vivants, et du contact chaleureux et amical dont il a le secret. Il a le don de susciter des vocations et, je lui dois ma passion de la botanique. Je considère comme une grande faveur d'avoir pu réaliser, entre autre, la partie anatomie de mon travail sous sa direction. Je lui exprime mon affectueuse reconnaissance.

M. Paul JOVET, directeur de recherches titulaire honoraire au C.N.R.S., directeur du Centre de floristique au Muséum national d'histoire naturelle, m'a accueilli dans ses laboratoires de Paris et de Biarritz. Lorsqu'il me confia ce sujet sur les Euphorbes prostrées de France il avait pressenti à quel point l'étude de ces plantes pourrait conduire à des développements intéressants, ce groupe méconnu provoquant les opinions contradictoires des auteurs. Avec Mme Suzanne JOVET-AST, sous-directeur au Muséum national d'histoire naturelle, il a suivi de très près la progression de mes travaux ; tous deux m'ont apporté non seulement le concours de leur immense érudition mais aussi le soutien et le réconfort moral sans lesquels je n'aurais peut-être pu mener à bien ce travail. Se dépensant sans compter, m'ouvrant généreusement leur bibliothèque personnelle et me permettant l'accès aux très riches herbiers du Muséum, ils m'ont donné, par leur exemple et leur aménité, la plus haute idée de ce que doit être une direction de recherche en valeur scientifique et en valeur humaine. Je voudrais exprimer ici, à M. et Mme JOVET mon admiration et mes sentiments très affectueux.

Je dois à M. le professeur MEZENCEV, de l'Université de Nantes, professeur d'automatique à l'Ecole nationale supérieure de mécanique, la réalisation matérielle de la partie statistique de ce mémoire ; c'est en effet sous sa direction qu'est née toute l'étude mathématique relative aux feuilles. Au cours des très nombreux entretiens qu'il m'a accordés, s'est progressivement dégagé un programme de statistiques à établir à partir de données botaniques. M. le professeur MEZENCEV a conçu la programmation pour l'ordinateur qu'il a eu la gentillesse de mettre maintes fois à ma disposition. Son concours technique a été précieux et je l'en remercie très vivement. En acceptant de siéger dans le jury, il témoigne de l'amitié qu'il n'a cessé de m'accorder et de l'intérêt qu'il porte à la botanique.

A M. Michel DASSÉ, professeur d'informatique à l'I.U.T. et au lycée Chevrollier d'Angers, je dois l'étude mathématique et la programmation pour la statistique des graines. Ces travaux ont été réalisés à l'I.U.T. d'Angers avec la bienveillante autorisation de son directeur, M. LEBLOND, professeur à l'Université de Nantes, qui a mis à ma disposition les ordinateurs de son établissement. Qu'il me soit permis de leur exprimer ma plus vive reconnaissance.

La rédaction de la partie mathématique a été faite sous le contrôle de M. Jean-Paul PÉRIN, maître ès sciences physiques, à qui j'adresse l'expression de mon amicale gratitude.

M. le professeur SÉCHET, de l'Université de Bordeaux I, a bien voulu accepter de juger mon mémoire. Les entretiens qu'il m'a accordés et de très nombreuses questions qu'il m'a posées m'ont montré l'intérêt qu'il porte à mon travail et je lui suis très reconnaissant des conseils et suggestions dont il m'a fait bénéficier.

M. le professeur EYMÉ, de l'Université de Bordeaux I, m'a accueilli avec bienveillance et a examiné mes résultats avec sollicitude. Pour la cordialité des échanges de vue fructueux au cours desquels certains points délicats ont été discutés et pour avoir accepté de faire partie du jury, je lui exprime mes plus vifs remerciements.

Je voudrais remercier aussi les nombreuses personnes qui, à des titres divers, m'ont guidé et aidé si généreusement dans mon travail, en particulier M. le professeur WEILL, de l'Université de Bordeaux I, directeur de l'Institut de Biologie marine[1], et Monsieur AMANIEU, alors sous-directeur, actuellement professeur à l'Université de Montpellier. Grâce à leur amabilité j'ai pu commencer mes recherches sur le terrain. Je dois de très belles photographies à Monsieur RÉAL.

Je remercie également M. le professeur AYMARD de l'Université de Limoges et M. le professeur BONNEMAIN de l'Université de Lille, Mme VINDT, assistante à l'Université de Bordeaux I, qui m'ont généreusement ouvert leurs laboratoires et fait bénéficier de leur grande expérience en anatomie des plantules. L'amitié qu'ils m'ont témoignée est pour moi un très agréable souvenir.

*

* *

(1)- à Arcachon.

# INTRODUCTION

L'attention des botanistes est parfois attirée par le terme de "couché" ou "prostré" s'appliquant à certaines Euphorbes. Si la prostration est un caractère souvent temporaire pouvant intéresser un grand nombre de plantes placées dans des conditions bien particulières de sécheresse, de luminosité ou d'exposition, elle est par contre un caractère permanent pour la plupart des Euphorbes de la section Anisophyllum sous-genre Chamaesyce.(1)

Le terme "Euphorbes prostrées" désigne des plantes nettement définies par leur port : tiges rameuses, couchées, souvent plaquées sur le sol, rayonnant à partir du collet, formant une rosette pouvant atteindre jusqu'à soixante-dix centimètres de diamètre.

La flore française ne compte que deux espèces indigènes d'Euphorbes prostrées :

Euphorbia Chamaesyce Linné, localisée dans les territoires circum-méditerranéens.(2)

Euphorbia peplis Linné, à la fois méditerranéenne et atlantique, s'étendant du Maroc (dont la limite sud reste à préciser) au sud de l'Angleterre. Elle existe aussi en Asie occidentale. Elle affectionne les sols arénacés littoraux, pouvant remonter le long des grands fleuves (HEGI, 1925) : c'est une halophyte.

A ces deux espèces il convient d'en ajouter cinq autres, naturalisées.

Trois sont d'origine nord-américaine : Euphorbia maculata Linné, connue en de nombreux points du territoire ; Euphorbia polygonifolia Linné localisée sur la côte atlan-

. 94

(1)- La section Anisophyllum Roeper in Duby Bot. Gall. : 412, 1828 comprend des plantes herbacées ou des arbrisseaux à feuilles généralement opposées, à base dissymétrique, pourvues de stipules soudées en une gaine entourant la tige, à cymes axillaires souvent réduites à une cyathe, à graines toujours sans caroncule.
Le sous-genre Chamaesyce Boissier in DC., Prodr. 15 (2) : 27, 1862, est composé d'herbes ou de sous-arbrisseaux le plus souvent prostrés, à glandes généralement appendiculées.

(2)- L'Euphorbia prostrata Aiton, est considérée dans les flores comme faisant partie de l'espèce E. Chamaesyce et n'en sera pas, pour l'instant, détachée.

fig. 92 tique, entre Bayonne et la Vendée et Euphorbia serpens Humbolt, Bonpland et Kunth, qui n'est plus connue qu'au Boucau, près de Bayonne (elle a disparu de la station de Sète depuis plus d'un demi-siècle); P. JOVET l'a récoltée au cimetière de Plain-Palais (Genève) le 29/7/70 et au Jardin du Muséum à Menton).

fig. 93 Une espèce asiatique : Euphorbia humifusa Willdenow, croît dans les allées de quelques jardins botaniques (Paris, Tours, Bordeaux, Strasbourg, Munich, ...).

Enfin, une espèce nouvelle pour la flore française, Euphorbia jovetii Huguet, a été
fig. 95 récoltée au Boucau (Pyr. Atl.). Il semble qu'elle ait été introduite avec les minerais de fer en provenance d'Amérique du sud.(1) Elle existerait donc en Amérique du sud et n'aurait pas été nommée. Une étude en sera faite plus loin.(annexe p. 235).

L'étude des Euphorbes prostrées représente un sujet très vaste et fécond. Les résultats présentés ici ne concernent qu'une partie des études entreprises qui d'ailleurs sont poursuivies. Ce mémoire ne saurait donc épuiser le sujet, ni même aborder tous ses problèmes.

Parmi les points qui restent obscurs, on peut signaler des problèmes taxinomiques et nomenclaturaux pour E. Chamaesyce L. comparables à ceux qui se présentent pour E. maculata L. et que j'ai tenté de résoudre. Dans le domaine de l'anatomie, des structures restent à expliquer, telle la présence constante d'une gaine périfasciculaire dans les feuilles.

D'autre part, les conditions écologiques sont à peine connues et les cartes de répartition non établies.

*

* *

Dans la première partie de ce mémoire, j'ai étudié la morphologie dans les conditions naturelles et expérimentales, plus particulièrement celle des feuilles, et de la ramification.

Le premier chapitre traite cependant de la typification de l'Euphorbia maculata. En effet, cette espèce, souvent méconnue, ayant été choisie à cause de son polymorphisme comme matériel pour la mise au point des méthodes d'analyse statistiques, il était indispensable de préciser sa définition, en tentant de résoudre les problèmes systématiques et nomenclaturaux qui se posaient.

---

(1)- Lettre de M. BARRIETY, directeur du Centre d'Etudes scientifiques (Biarritz) à M. JOVET (Muséum, Paris), relative à l'origine des minerais.

Le port de la plante présente ici un intérêt particulier du fait de la prostration. J'ai donc étudié le mode de ramification à partir de semis dont j'ai suivi le développement. J'ai constaté une grande homogénéité dans ce groupe des Euphorbes prostrées de sorte que le développement d'une espèce est tout à fait semblable à celui des autres. J'ai choisi, en conséquence, à titre d'exemple E. humifusa à cause du caractère glabre des tiges et des feuilles pour la clarté du dessin. La forme du limbe, la répartition et la fréquence des dents, tant en photopériode normale qu'en jour long et en jour court ont été traitées par les méthodes statistiques.

En appelant "Anisophyllum" ce groupe d'Euphorbes stipulées, les anciens auteurs semblent avoir voulu attirer l'attention sur une certaine dissymétrie de la feuille. Ce vocable est-il justifié et quelle réalité se cache derrière lui ? La partie dissymétrique de la feuille dessine en effet une auricule plus ou moins accentuée limitée par une parabole dont j'ai pu calculer simplement les coordonnées. Le traitement des informations confié à un ordinateur a montré que les courbes obéissent à des lois.

La deuxième partie est consacrée à l'étude anatomique de l'appareil végétatif notamment celle de la plantule. L'observation du passage de la structure alterne à la structure superposée a permis de vérifier la notion de "convergent" définie par CHAUVEAUD (1911) et dont l'étude a été poursuivie par ses disciples et continuateurs, en particulier P. BECQUEREL (1913 et 1922), E. BOUREAU (1954) et A. DUCHAIGNE (1951).

Les Euphorbes prostrées sont remarquables par la structure triarche de la racine conduisant à une structure tétrarche de l'hypocotyle.

Dans une étude ultérieure, il sera intéressant de faire des coupes histologiques à tous les stades de la germination. Dans ces conditions, au lieu de suivre une évolution structurale de bas en haut de la plantule, c'est-à-dire dans l'espace, on pourra suivre un même niveau repéré sur des plantules d'âges différents. Ainsi on aura une évolution dans le temps. Cette anatomie dynamique permettra d'apporter des précisions complémentaires pour la compréhension du problème de la phyllorhize.

Dans la troisième partie de ce mémoire, j'ai étudié certains éléments de l'appareil reproducteur. J'ai examiné notamment dans la cyathe le disque hypogyne, formation polygonale ou digitée visible à la base de la capsule. L'étude comparative des disques pour les sept espèces a évidemment permis de confirmer les déductions concernant la signification de la "cyathe" des Euphorbes. L'étude des capsules, des stigmates et des appendices des glandes a servi de base à l'établissement de clés de détermination. Les graines ont fait l'objet d'un examen approfondi. Les différentes mesures ont été traitées par la méthode statistique. Les graphes obtenus, assez homogènes, permettent de repérer dans un

plan la position d'une espèce donnée au sein d'un groupe. Cette méthode a permis de résoudre un problème de systématique en éliminant une espèce douteuse.

La quatrième partie traite de l'écologie. Celle des Euphorbes de la section Anisophyllum est très particulière : en effet seules l'E. peplis L. et l'E. Chamaesyce L. indigènes, entrent dans une association définie. Cependant il est difficile, dans l'état actuel de ce travail, de préciser l'écologie pour l'E. Chamaesyce L. : cette espèce "collective" dont l'étude est à peine effleurée, fera l'objet d'une publication ultérieure.

L'E. peplis L. fait partie d'un groupement de l'ordre des Euphorbietalia peplis se développant sur les hauts de plage, où elle pousse sur le sable exposé aux embruns. GÉHU (1964) la signale sur les côtes normandes et précise son écologie. Elle se raréfie dès la Bretagne, et si on peut la rencontrer encore sur les côtes du sud de l'Angleterre, c'est, malgré tout, une espèce à tendances méridionales. Bien qu'halophile, elle peut se rencontrer le long des fleuves, assez loin de la mer ; elle existe à Mannheim (HEGI, 1931), à Mantoue (FIORI et PAOLETTI, 1889, et FIORI, 1925-1929).

Les autres Euphorbes de la section Anisophyllum sont des comidochorophytes selon DEBRAY et SENAY (1932), c'est-à-dire des "espèces introduites par le commerce et les transports et abandonnées ou établies sur des terrains non préparés spécialement". Elle poussent, à partir du lieu d'introduction, sur les endroits dénudés où la concurrence est moindre.

Pour la France, on peut les grouper en :

NÉOPHYTES : E. maculata, E. jovetii, E. serpens, E. humifusa.
ARCHÉOPHYTES : E. polygonifolia, introduite depuis très longtemps et naturalisée.

De toutes ces espèces introduites, seule l'E. polygonifolia L. a une aire relativement étendue ; strictement halophile, on la rencontre sur la dune, plus en arrière que l'E. peplis L., depuis la frontière espagnole jusqu'en Vendée. TUEXEN (1950) la fait entrer localement dans l'association à E. peplis L. ; elles poussent effectivement ensemble.

Les autres Euphorbes n'entrent dans aucune association définie. Elles ne s'éloignent jamais du point où leurs graines ont été introduites.

*

* *

En bref, ce travail soulève plus de problèmes qu'il n'en résout. J'ai essayé d'introduire la notion de dynamisme dans la représentation des formes, partant de cette idée que vouloir décrire une forme isolée est un non-sens. Il n'y a pas de forme absolue, tout est fluctuant. C'est pourquoi j'ai appliqué la méthode statistique à l'étude des caractères morphologiques.

J'ai essayé de montrer comment évoluent les tissus conducteurs de la plantule d'E. maculata L. lors du passage de la structure alterne à la structure superposée. L'appareil reproducteur lui-même n'est qu'un aspect saisi au temps présents ; il montre des vestiges de périanthe disparu. Enfin l'écologie, à peine effleurée, permet de jeter une lueur sur les conditions de vie de ces plantes, souvent pionnières d'un monde qui n'est pas le leur et qui essaient de survivre.

*

* *

Figures et pagination.- Afin que les figures et tableaux puissent être plus facilement confrontés avec le texte correspondant, l'illustration fait l'objet d'un fascicule séparé. Les numéros des figures sont placés dans la marge, en face du texte.

# P R E M I E R E  P A R T I E

## ETUDE MORPHOLOGIQUE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF DES EUPHORBES PROSTRÉES, DANS LES CONDITIONS NATURELLES ET EXPÉRIMENTALES

---oOo---

# C H A P I T R E  I

## TYPIFICATION D' EUPHORBIA MACULATA L.

Ainsi que je l'ai noté dans l'introduction,l'E.maculata L. qui a été utilisée comme matériel de base pour mon travail sur les Euphorbes prostrées, est une plante très polymorphe et restée méconnue.Il est donc apparu indispensable avant d'entreprendre son étude,de tenter de préciser les limites de cette espèce telle que l'a comprise LINNÉ et de mettre de l'ordre dans la synonymie quasi inextricable.

Des contestations se sont élevées,en effet,au sujet de l'E.maculata L.: WHEELER (1941),puis FOSBERG (1946) ont déclaré que cette espèce n'était pas une plante couchée,mais une plante dressée.Ils invoquent notamment la planche de PLUKENET,publiée en 1691,à laquelle se réfère LINNÉ ( Sp.pl.,1753,p.455,n°21); pour eux,la plante figurée est dressée et identique à E.nutans Lag. ( = E.preslii Guss. ).

Fig. : p.1 et 2

FOSBERG fait état de la longueur des entre-noeuds.Comme il sera montré expérimentalement au chapitre "photopériodisme",la longueur des feuilles,comparée à celle des entre-noeuds est fonction de la durée d'éclairement. En jour long (16 heures),les entre-noeuds peuvent atteindre deux à trois fois la longueur des feuilles.Par contre,en jour court (8 heures),les entre-noeuds sont tellement télescopés que la longueur totale de la tige n'a plus de valeur appréciable.Donc, ce caractère que FOSBERG (1946) donne comme le plus important ne semble pas devoir être retenu.

Au contraire,je suis tout à fait d'accord avec l'argumentation de SVENSON (1945) qui,examinant la figure donnée par PLUKENET ,met en avant les propriétés

suivantes :

1°)- les rameaux axillaires réduits très caractéristiques de l'E.maculata, mais très rarement observés chez E.nutans.

2°)- les feuilles légèrement, mais nettement pétiolées, ce qui est un caractère d'E.maculata mais non d'E.nutans.

3°)- les feuilles d'E.maculata aussi souvent trinervées qu'uninervées, comme un examen rapide d'herbier peut le montrer.

Je partage donc entièrement l'avis de SVENSON quand il écrit qu'il ne voit aucune raison de suivre WHEELER en refusant de conserver le nom d'E.maculata L. pour désigner l'espèce prostrée.

Dans le Species plantarum, LINNÉ (1753, p. 455, n° 21) ne se réfère qu'à un seul auteur : PLUKENET. Examinons donc d'un peu plus près la figure de PLUKENET qui est bien reproduite dans SVENSON (1945), où elle est entière, et dans FOSBERG (1946), où les rameaux de droite sont tronqués.

p. 2
fig. 8

Les auteurs qui veulent changer la conception traditionnelle s'appuient sur cette figure pour en faire une Euphorbe dressée ("upright"). Tout botaniste qui a récolté des Euphorbes prostrées a éprouvé quelques difficultés pour les mettre à sécher. Si on place la plante dans la position où elle vivait, la racine se trouve contre la feuille inférieure du papier buvard et l'Euphorbe prend spontanément et immédiatement la forme "parapluie". Le meilleur procédé pour l'étaler est donc de la retourner pour que la racine soit en l'air. Quand on referme les deux feuilles de papier, la racine se trouve rabattue dans le plan. C'est ce qu'a fait, vraisemblablement, PLUKENET, en 1691, comme nous le faisons, d'instinct, aujourd'hui. La figure de cet auteur montre manifestement qu'il s'agit d'une plante à rameaux rayonnant autour du sommet du pivot ; ce pivot, c'est la racine qui vient vers l'observateur.

Notons encore, comme SVENSON, que les feuilles de la plante de PLUKENET sont nettement pétiolées, alors que celles d'E.nutans (= E.preslii) sont sessiles.

On pourrait objecter à cette présentation que, si la plante est retournée, on ne doit pas voir les macules qui sont situées sur la face supérieure de la feuille. Or les macules constituent un caractère frappant qu'il fallait mettre en valeur, au point que LINNÉ a choisi comme épithète spécifique : "maculata". PLUKENET semble avoir dessiné volontairement les macules sur la face inférieure de la feuille.

Il faut bien reconnaître que la figure de PLUKENET peut prêter à discussion. A mon avis, bien que parfaitement reconnaissable, elle ne serait plus représentée ainsi par les dessinateurs modernes. Il est à peu près certain que PLUKENET a voulu attirer l'attention sur la macule en représentant la feuille par sa face supérieure alors que toute la plante est représentée par sa face inférieure.

GLEASON (1958) adopte aussi E.maculata L. et dit que l'on a attribué à E.preslii différents noms : Chamaesyce Preslii B. et B., Chamaesyce hyssopifolia Small, Rydb. Les épithètes spécifiques : nutans, maculata, hypericifolia lui ont aussi été appliqués.

BOISSIER, dans le Prodrome (1862, p. 46, n° 156), écrit d'ailleurs : "E.maculata (L. Sp. pl. I, n° 21 et h ! non L. mant.) "signifiant bien que LINNÉ aurait, dans sa Mantissa, nommé ainsi une autre espèce. On pourrait penser que la confusion actuelle a pu commencer à ce moment-là d'autant que, dans la Mantissa, LINNÉ assimile, sans autre commentaire, E.maculata à E.hypericifolia.

BOISSIER, in DC. Prodr., 15, 2, p. 23, mentionne E.preslii en donnant pour synonyme E.maculata L. Mant. alt. (non ejus sp. pl.). GRENIER et GODRON (1875, p. 75-76) passent sous silence l'E.preslii, tandis que COSTE (1906, p. 231) la figure et la décrit sans ambiguïté comme "dressée". WHEELER et FOSBERG ayant utilisé l'épithète maculata pour désigner E.nutans (= E.preslii) nomment l'Euphorbe prostrée "E.supina Rafinesque". Qu'est-ce donc que l'E.supina Raf. ?

RAFINESQUE a publié cette espèce dans l'American Monthly Magasine, 2, 119, 1817(1). Selon WHEELER (1941) le type n'existe probablement pas. Mais comme le suppose cet auteur (p. 260), du matériel authentique de cette plante se trouve à Genève : deux spécimens dans la collection Rafinesque et un dans l'herbier De Candolle(2). C'est très probablement sur l'étiquette de ce dernier échantillon que BOISSIER a pris le nom d'E.supina qu'il mentionne dans le Prodrome de De Candolle: 15, 2, p. 47.

D'autre part, dans ASCHERSON et GRAEBNER, Syn. Mittel. Fl. 7, p. 465, 1917,

---

(1)- Je n'ai malheureusement pu consulter cette revue, introuvable en France, à ma connaissance, et n'ai pu obtenir en Amérique de photocopie.

(2)- Je remercie M. DITTRICH, Conservateur des herbiers Boissier, de Candolle et Delessert réunis (Conservatoire et Jardin botaniques de la ville de Genève), qui a bien voulu me donner ces précisions.

THELLUNG indique, parmi les synonymes d'E.maculata : "E.supina Raf. ! Dec. pl.[1] nach Boiss. 1862". Cela montre que, si THELLUNG n'a pas eu connaissance de la publication de RAFINESQUE (1817), il a vu un échantillon authentique d'E.supina, qui est, selon toute vraisemblance, celui de l'herbier De Candolle.

Il ne fait pas de doute que l'E.supina Raf. est bien synonyme d'E.maculata (Sp. pl., non Mant.) et que ce dernier binôme antérieur (1753) au premier (1817) doit prévaloir.

Quant à E.nutans Lag. (1816) = E.preslii (1827), c'est une plante dressée qui ne peut être confondue avec la plante couchée qu'est E.maculata L. Sp. pl.

Ce sont d'ailleurs ces conclusions qui sont adoptées, en particulier, par les auteurs de la FLORA EUROPEA.

*

* *

(1)- abréviation pour "decade of undescribed American plants", partie principale du titre de la publication de RAFINESQUE.

# C H A P I T R E  II

## MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF CHEZ LES EUPHORBES PROSTRÉES

### ASPECT QUALITATIF

Examinons en détail une espèce particulièrement polymorphe de la section Anisophyllum : Euphorbia maculata L.

Les spécimens d'E. maculata étudiés ont été récoltés au jardin botanique de Nantes où la plante pousse abondamment dans les conditions naturelles, dans les allées et les plates-bandes. Un des spécimens récoltés, particulièrement développé, était remarquable par sa couleur rouge vif, alors que les échantillons voisins avaient la teinte habituelle pourpre foncé ou vert intense. A Arcachon, cette Euphorbe était très mimétique des Zostères séchées (Zostera noltii Hornem = Z. nana Roth.) accumulées dans l'intervalle entre les plaques de ciment, sur le trottoir où poussait la plante.

Parmi les nombreux aspects de la morphologie, j'ai choisi de traiter le mode de ramification caulinaire et les variations des feuilles parce qu'ils déterminent le port et la physionomie de la plante. Dans la nature, E. maculata, comme les autres Euphorbes de la section Anisophyllum, n'apparaît qu'au début de juin ou même de juillet et disparaît lorsqu'arrivent les premières gelées. C'est donc une plante de jour long. L'idée s'impose alors de modifier les conditions naturelles : les graines sont toutes prélevées sur un même pied et cultivées, les unes en éclairage correspondant à un jour long (16 heures par jour), les autres en éclairage correspondant à un jour court (8 heures par jour). Les plantes ainsi obtenues sont comparées à celles qui poussent dans la nature. Il est alors possible de préciser la valeur de la morphologie normale en connaissant les limites de la variabilité.

L'aspect qualitatif sera envisagé dans le présent chapitre. Les deux suivants traiteront de l'aspect quantitatif des feuilles dans les conditions naturelles (chapitre III) et expérimentales (chapitre IV) d'éclairement.

## I - MORPHOLOGIE DES TIGES.

### A - HISTORIQUE.

Citons à titre d'exemple les indications données par quelques auteurs. Ces renseignements sont fragmentaires quand ils ne sont pas contradictoires. Relevons en particulier :

LINNÉ (1753) : Euphorbia dichotoma ..." puis, plus loin, "Tithymalus s. Chamaesyce altera virginiana ... Caules dichotomi : ramis alternis, patentibus, supra purpurascentibus ...".

BOISSIER (1862-1866) : "Prostrata, tota crispule hirtula, ramosissima ...".

GLEASON (1958) : "Stems prostrate or nearly so, up to 4 dm long, often forming circular mats, sparsely to densely villous".

CHOPINET (1950) : "Plante annuelle d'un vert foncé à rouge violacé. Port prostré ; tiges filiformes de 4-10 cm de long, rougeâtres, velues (poils blanchâtres, étalés)".

FOURNIER (1936-1961) : "Plantes couchées et rampantes étalées en cercle ...".

BONNIER (1912-1935) et COSTE (1906) ne mentionnent pas la plante.

### B - OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans la nature, E.maculata est appliquée sur le sol[1] formant des rosettes circulaires dont le diamètre varie de quelques centimètres à quarante centimètres. Les tiges divergent à partir d'un point qui forme le centre de la rosette. Sur une très jeune plante, on peut déjà voir, comme sur la plante adulte, fig.57f quatre tiges importantes dont les directions dessinent un X. Toutefois, certains spécimens plus robustes développent des tiges supplémentaires qui viennent se placer entre les quatre premières, leur nombre alors ne dépasse guère une dizaine. Toutes ces tiges ont leur origine au même point, dans un plan. Elles sont perpen-

fig.25 (1)- Cependant, dans certaines conditions, la plante est dressée : (voir photopériodisme p. 58 ).

diculaires à la racine et partent dans toutes les directions d'où le caractère prostré de la plante ; parfois leur extrémité peut se redresser légèrement.

1 - Ordre.

Considérons une des tiges principales détachées du centre de la rosette. De
ig. 1 cet axe d'ordre 1 partent alternativement à gauche et à droite des axes[1] d'ordre 2 dont le diamètre est sensiblement plus petit. Au maximum du développement apparaissent des axes d'ordre 3 disposés, comme les axes d'ordre 2, alternativement à gauche et à droite de l'axe porteur. Ces axes sont très courts et les entre-noeuds sont très rapprochés, au point de donner l'impression d'une petite "grappe" de feuilles serrées parmi lesquelles apparaissent les capsules. Les cyathes et les feuilles qui les entourent ne sont pas placées dans un même plan de sorte que l'ensemble de l'axe d'ordre 3 (feuilles + cyathes) très touffu a un aspect globuleux caractéristique.

2 - Gradient.

Les axes d'ordre 2 ont des longueurs variables mais toujours inférieures à celle de l'axe principal d'ordre 1, les plus longs partant de la base de ce dernier, les plus courts se trouvant vers son sommet. L'ensemble constitué par l'axe 1 et les axes d'ordre 2 dessine un "cerf-volant" dont la plus grande diagonale est l'axe d'ordre 1 et la plus petite est située à une distance variable du collet. En effet, les axes d'ordre 2 sont souvent petits vers la base et leur longueur croît régulièrement pour atteindre un maximum vers le milieu de l'axe d'ordre 1 et décroître ensuite en se rapprochant du sommet. Mais chez certains spécimens, les axes d'ordre 2 sont très grands à la base et leur longueur décroît régulièrement vers le sommet de l'axe d'ordre 1. Il y a dans ce cas un gradient décroissant basifuge.

Le gradient s'est donc déplacé. Dans le premier cas la plus grande largeur étant située près du collet, il y a une décroissance basifuge. Dans le deuxième cas, la plus grande largeur s'étant déplacée vers le milieu de l'axe d'ordre 1, il y a toujours une décroissance basifuge vers le sommet et une décroissance basipète vers le collet. Ces deux gradients sont opposés. A la limite l'un disparaît. Ce
ig. 8 deuxième schéma est tout à fait analogue à celui que donnent les feuilles rangées

(1)- Les termes "rameau" et "axe" sont souvent employés indifféremment.

dans leur ordre naturel.

Ces observations peuvent être résumées par les schémas définissant l'ordre des rameaux et celui des feuilles : dans l'exemple choisi, on voit : un axe d'ordre 1,
fig. 1 principal, d'où se détachent 14 rameaux ou axes (notés I à XIV) situés de part et d'autre alternativement.

Choisissons arbitrairement le rameau VI : cet axe, d'ordre 2, montre 6 axes d'ordre 3 (notés A à F) : il est facile de repérer une feuille donnée sur la plante : exemple : F VI., D, 4G signifie : feuille n° 4, située à gauche (quand on place l'axe à plat sur le sol, la base étant tournée vers l'observateur), sur l'axe D (d'ordre 3) lequel est porté par l'axe VI (d'ordre 2).

3 - Poils.

fig. 5 L'ensemble de la plante est couvert de poils blancs, antrorses, qui s'élèvent perpendiculairement à la tige et viennent ensuite s'appliquer contre elle. Ils présentent en général une ou deux cellules, rarement trois.

Si les poils sont assez espacés sur les axes d'ordre 1, ils deviennent très serrés sur les axes d'ordre 2 au point que la surface de la tige en est plus ou moins masquée. La face inférieure des axes d'ordre 1 et d'ordre 2 est glabre.

4 - Couleur.

La tige, de couleur rouge sang sur toute sa longueur, est en partie masquée par la densité des poils. La teinte rouge en est atténuée et la plante paraît rose,
fig. 5 sauf aux noeuds et sur les pétioles glabres ou presque.

5 - Section.

La section de la tige est subcirculaire. La face supérieure exposée à la lumière a une courbure circulaire, déprimée sur les deux bords rappelant un peu une
fig. 5 anse de panier ; la face inférieure, en contact avec le sol est subplane, déprimée. Il en résulte une dissymétrie non seulement morphologique, mais aussi anatomi-
fig. 78 que comme nous le verrons plus loin.

6 - Noeud et cicatrice.

Les feuilles sont opposées. Leurs bases soudées forment un bourrelet portant les deux paires de stipules. Pour une feuille donnée, les deux stipules sont dis-

posées l'une sur la partie supérieure de la tige, l'autre sur la partie inférieure, de sorte que lorsque l'on regarde la plante dans sa position naturelle, les deux stipules soudées que l'on aperçoit appartiennent à des paires différentes.

De l'aisselle d'une des feuilles, tantôt à droite, tantôt à gauche, part un rameau d'ordre 2. J'appelle "noeud foliaire" l'ensemble constitué par deux feuilles opposées, la cicatrice laissée par la cyathe après sa chute, les stipules et le point de départ de la bifurcation des deux rameaux. Il est important en raison de la présence d'une cyathe solitaire à la base du rameau d'ordre 2, déjà signalée par LINNÉ (1753) : "floribus axillaribus solitariis". Cette cyathe ne peut être observée en place que sur les parties jeunes des rameaux ou à l'extrémité de ceux-ci. Elle apparaît en effet très tôt dès les premiers noeuds et elle est très rapidement caduque. Elle laisse alors en tombant, après s'être desséchée, une cicatrice ressemblant à une verrue, située à la bifurcation des rameaux, tantôt à droite, tantôt à gauche, mais évidemment toujours du côté du rameau d'ordre supérieur puisqu'elle s'est formée à son aisselle.(1) Cela est très important car cette cicatrice permettra ultérieurement de reconnaître l'emplacement de la bifurcation dans le cas où la
fig. 30 plante est réduite à son axe principal (dans les conditions expérimentales notamment).

Sur une plante fraîche récoltée à Arcachon, j'ai pu observer à la base d'un rameau d'ordre 2 une cyathe desséchée dont la capsule était déjà tombée et qui ne possédait plus que la columelle. Cette cyathe s'est détachée d'elle-même par simple
fig. 6 contact laissant apparaître la cicatrice au point de rupture à la base.

La présence de cette cicatrice axillaire est constante et intéresse tous les noeuds de la plante quel que soit l'ordre des rameaux.

## 7 - Port de la plante et étude de la ramification.

Le groupe des Euphorbes prostrées est très homogène et le port de ces plantes présente des ressemblances telles qu'il est impossible très souvent de les distinguer les unes des autres. C'est pourquoi il est indifférent d'étudier une espèce plutôt qu'une autre. La ramification des tiges a été suivie jour après jour, permettant ainsi de voir effectivement se construire la plante, par suite du développement des divers bourgeons.

Fig.75,5 Considérons une plantule E. maculata ou E. humifusa (il est impossible de les distinguer à ce stade de leur développement) lorsqu'elle possède ses deux premièfig. 57a res feuilles épicotylées.

(1)- en apparence du moins.

a)- Niveau du noeud cotylédonaire.

L'entre-noeud qui sépare le plan cotylédonaire du plan des deux feuilles épicotylées est si court que ces dernières semblent situées dans le plan cotylédonaire lui-même.

A ce stade du développement, le bourgeon apical avorte, ce qui a pour effet d'arrêter la croissance de l'épicotyle. Ce sont les bourgeons subapicaux placés à l'aisselle des cotylédons qui donneront des rameaux latéraux constituant la rosette plaquée contre le sol. Initialement il y aura donc un rameau à l'aisselle de l'un ou de chacun des deux cotylédons.

Le développement de ces rameaux n'est pas simultané. Par exemple, chez
fig. 57a E.humifusa (stade I), le rameau $b_1$ favorisé est issu d'un bourgeon $b_1$. Le bourgeon $b_2$ ne commence à se développer que lorsque le rameau $b_1$ aura donné trois
fig. 57c noeuds (stade V). Par la suite, il rattrapera son retard et la différence entre les deux rameaux s'atténuera. A ces deux rameaux principaux viennent s'ajouter un certain nombre de rameaux supplémentaires, en nombre variable, par suite de l'activi-
fig. 57d té de bourgeons adventifs (ba), situés à la base du rameau issu du bourgeon cotylédonaire. Il apparaît, en général, un bourgeon par rameau, à sa gauche ou à sa droite[1]. Ce sont les bourgeons symétriques et homologues qui se développent si-
fig. 57f multanément : par exemple, chez E.maculata le bourgeon qui donnera le rameau $b_3$ est situé à droite du rameau $b_1$[1]. De même, le rameau $b_4$ est issu d'un bourgeon situé également à droite du rameau $b_2$. Il en résulte une disposition cruciforme des rameaux. Sur cette figure 57f, à la base du rameau, on voit un bourgeon adventif $b_5$ situé entre les rameaux $b_1$ et $b_3$. On peut penser qu'un bourgeon adventif apparaîtra pareillement entre les rameaux $b_2$ et $b_4$. Il donnera le rameau $b_6$.

L'observation d'E.maculata dans la nature montre qu'effectivement les rosettes
fig. 75 présentent le plus souvent quatre tiges principales (deux plus fortes, deux légèrement plus petites), parfois six, rarement plus. Toutefois E.jovetii (nov. sp.) montre une vingtaine de tiges.

b)- Analyse du développement d'une tige. Ex. : E.humifusa

fig. 57a Stade I : début de l'observation J = 0 (J : journée de 24 heures)

(1)- Positions définies par rapport à un observateur placé à l'aisselle du rameau et lui faisant face.

g. 57a $I_1$ : 1er noeud : il existe une cyathe terminale et, à sa gauche, un bourgeon axillaire montrant deux feuilles (2g et 2d).

Stade II : (J + 1)

$II_1$ : 1er noeud : peu de changement. Les feuilles 2g et 2d ont grandi et commencent à s'écarter l'une de l'autre. La cyathe a gardé sa position terminale et l'on ne voit pas de bourgeon axillaire à sa droite.

Stade III : ((J + 5)

$III_1$ : 1er noeud : le bourgeon axillaire gauche qui portait les feuilles 2g et 2d s'est développé pour donner le rameau $C_1$ de diamètre à peine inférieur au rameau $b_1$. Par suite, la cyathe est rejetée vers le bord externe droit de $b_1$. On note l'apparition du bourgeon axillaire $c_2$ qui ne se développe pas.

$III_2$ : 2e noeud. Il présente une cyathe terminale et deux bourgeons latéraux $d_1$ et $d_2$ ; $d_1$, situé à gauche de la cyathe, est beaucoup plus développé que $d_2$ situé à sa droite.

Stade IV : (J + 12)

ig. 57b $IV_1$ : au niveau du noeud cotylédonaire, le deuxième bourgeon axillaire $b_2$ est resté au même état de son développement qu'au stade I.

$IV_2$ : 1er noeud (suite de $III_1$). La situation n'a pas évolué : la cyathe s'est peu développée et le bourgeon $c_2$ est resté à peu près stationnaire.

$IV_3$ : 2e noeud (suite de $III_2$). Le rameau $d_1$ apparaît portant deux feuilles 3g et 3d. Le bourgeon $d_2$ reste embryonnaire. Pour la première fois, la cyathe montre un complet développement avec tous ses organes bien formés : sa capsule surmontée des trois stigmates, des étamines laissant échapper le pollen, les glandes du pourtour de la cyathe avec leurs appendices colorés.

ig. 57c Stade V : (J + 16)

$V_1$ : le bourgeon axillaire cotylédonaire $b_2$, commence son développement pour donner le rameau $b_2$ (niveau du collet).

$V_2$ : (suite de $IV_2$) 1er noeud : situation inchangée.

$V_3$ : (suite de $IV_3$) 2e noeud : le bourgeon axillaire $d_1$ qui portait les feuilles 3g et 3d s'est développé pour donner le rameau $d_1$, de diamètre sensiblement

égal à celui de $c_1$.

Le bourgeon $d_2$ situé à droite de la cyathe se développe à son tour pour donner le rameau $d_2$ portant les feuilles I, 1g et I, 1d (ce qui signifie : les feuilles 1 gauche et 1 droite du rameau latéral I). Entre ces deux feuilles on aperçoit une cyathe bien formée.

Ces deux rameaux $d_1$ et $d_2$ ont la même position topographique sur le rameau $c_1$ dont ils sont issus, mais on voit que le rameau $d_1$ est beaucoup plus développé que son homologue $d_2$. On l'appellera "rameau privilégié" et on constate qu'il se place dans le prolongement du rameau sous-jacent $c_1$. La même disposition se rencontre en $V_4$, pour le noeud situé immédiatement au-dessus, ainsi que le feront tous les suivants.

On remarquera, et ceci de manière constante chez les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum, que le rameau privilégié se place tantôt à gauche de la cyathe solitaire terminant l'axe, tantôt à droite. Le rameau dit "défavorisé" se développe donc alternativement à droite et à gauche de l'axe "principal" qui est en réalité constitué par la réunion de tous les axes privilégiés qui se sont placés bout à bout.

En résumé, sitôt après avoir donné les deux premières feuilles épicotylées, la gemmule avorte. La plante poursuit alors sa croissance grâce aux bourgeons axillaires cotylédonaires. Puis, pour tous les rameaux, l'axe n'est formé que d'un entre-noeud ; son bourgeon apical donne naissance à une cyathe : sa croissance est donc définie.

Les bourgeons subapicaux se développent pour donner de nouveaux rameaux, et ainsi de suite. C'est donc une ramification sympodiale dichasiale. Cependant, l'un des rameaux dit "privilégié" se développe le premier et se place en prolongement du rameau d'ordre inférieur, au point que son diamètre est égal à celui du rameau sous-jacent. Le deuxième rameau dit "défavorisé" est situé tantôt à gauche tantôt à droite de la cyathe terminale et semble "latéral". Cette ramification est de type sympodial dichasial, à rameau privilégié.

fig. 57g La figure 57g résume sous forme de schéma la construction de la plante adulte qui a poussé dans les conditions naturelles. Le figuré employé permet de suivre facilement la concordance des éléments de rameaux compris entre deux noeuds, en particulier la position du rameau défavorisé par rapport au rameau favorisé.

Les rameaux favorisés se plaçant bout à bout donnent l'impression d'un axe

principal[1] qui serait "d'ordre 1", simulant un monopode. Le phénomène se répète pour les ramifications successives issues du rameau défavorisé, de sorte qu'il se construit un système d'axes secondaires, tertiaires, ... dont les éléments constitutifs reproduisent exactement, mais en réduction, ceux de "l'axe" d'ordre supérieur.
g. 57g Ainsi l'axe "III", fig. 57g, par exemple, est formé de la succession des rameaux favorisés issus des ramifications sympodiales successives à partir de son rameau défavorisé basal de "premier ordre".

Bien entendu, comme on le remarquera sur la fig. 57g, cet axe d'ordre 3 est défavorisé par rapport à l'axe principal, ses éléments constitutifs étant homologues de ceux de cet axe principal, mais en état "défavorisé" par rapport à eux.

On peut considérer qu'un même axe peut être favorisé ou défavorisé suivant qu'on le compare à l'axe situé immédiatement au-dessous de lui ou situé immédiatement au-dessus. La position topographique qui résulte de ce mode de formation particulier montre que les feuilles opposées qui s'insèrent sur l'axe, au niveau du noeud, obéissent à cette loi hiérarchique. Les feuilles situées sur l'"axe principal" sont plus larges, souvent maculées, dissymétriques ; les feuilles situées sur les "axes latéraux" sont beaucoup plus petites, nettement moins dissymétriques et montrent entre elles un air de parenté qu'elles n'ont pas avec les précédentes ; incontestablement, elles appartiennent à la famille des feuilles situées sur les "axes latéraux".

Il en est de même pour les feuilles situées sur les axes émanant des rameaux latéraux secondaires et qui, de ce fait, peuvent être considérées comme appartenant à un "ordre 3". Ces feuilles sont très petites et pratiquement symétriques ; par ce caractère, elles se différencient des deux précédentes. Ainsi, des feuilles d'ordre 1, d'ordre 2, et d'ordre 3 peuvent être rigoureusement homologues sans être semblables. Elles obéissent à des lois qui sont fonction de la position topographique. Il est donc commode de conserver les conventions suivantes :

- les "feuilles d'ordre 1" seront celles de l'axe "principal". A cause de l'apparence monopodiale que prend cet axe principal on peut les assimiler à des feuilles "caulinaires".

---

(1)- Axe principal : suite des rameaux n, n + 1, n + 2.

- les "feuilles d'ordre 2" sont situées sur les axes qui se détachent latéralement de l'axe principal, alternativement à gauche et à droite.

- les "feuilles d'ordre 3" sont situées sur les axes très courts qui se détachent latéralement des axes d'ordre 2.

... ce que l'examen de la plante incitait à faire spontanément. Toute l'étude qui suit a été conduite en utilisant cette convention qui ne traduit certes qu'une apparence mais qui évite des répétitions très nombreuses et des ambiguités inévitables. Il suffit que le lecteur ait présent à l'esprit le mode de construction, en réalité sympodial, de l'ensemble.

## 8 - Influence de la lumière sur le développement des rameaux.

Des conditions expérimentales ont été imposées à la plante.: (1)

### a)- Plante éclairée 16 heures par jour.

fig. 57h et fig. 25

Axe principal : sur l'axe principal, on note l'avortement systématique du bourgeon apical. La cyathe n'apparaît donc pas et par suite il n'y a pas de cicatrice correspondante. Dans la partie terminale des rameaux, toutefois, les cyathes existent normalement, comme dans la nature. Les bourgeons subapicaux se développent seuls pour donner le rameau privilégié et le rameau défavorisé (exception pour les deux ou trois premiers noeuds où le rameau défavorisé ne se développe pas). La ramification, pour la plante entière, est de type sympodial dichasial à rameau privilégié, comme dans la nature.

Les axes "d'ordre 2" : le plus souvent, les deux feuilles opposées permettent seules de localiser la bifurcation des axes, car il n'y a pas trace de cyathe, ni de ramification latérale (à quelques exceptions près, à l'extrémité des rameaux). Cela signifie que le bourgeon apical a avorté et que seul le bourgeon subapical privilégié a donné un rameau ; l'autre bourgeon sub-apical avorte ou ébauche seulement son développement. La ramification, pour les axes d'ordre 2, a tendance à devenir sympodiale monochasiale par avortement.

Les axes "d'ordre 3" ne se sont pas développés, mais ils existent cependant, très courts, terminés par deux feuilles entourant une cyathe terminale. Les bourgeons subapicaux qui dans la nature auraient donné les rameaux d'ordre 3, 4 ... ne se développent pas.

fig. 57c

---

(1) voir page 58.

b)- Plante éclairée 8 heures par jour.

L'unique tige, très courte, de l'ordre du centimètre, porte des feuilles oppo-
ig. 57i sées qui marquent l'emplacement du noeud. Les cicatrices laissées sur le rameau
fig. 30 par les cyathes existent à chaque noeud et témoignent que la plante a abondamment fleuri. Elles sont situées en positions latérales ou pseudo-latérales. Seul le rameau privilégié s'est développé. Le rameau défavorisé n'est pas apparu, sauf à l'extrême pointe de la plante, ce qui prouve bien, avec la présence des cyathes latéralement, que l'on a bien toujours une ramification sympodiale dichasiale mais l'allure générale fait penser à un monopode.

La ramification prend ici l'aspect d'un monopode qui en réalité est un sympode monochasial.

C - CONCLUSIONS

Chez les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum le mode de ramification des rameaux est très homogène : c'est une ramification sympodiale dichasiale dont le bourgeon apical donne une inflorescence (cyathe).

Cette ramification sympodiale est dissymétrique : elle présente un rameau privilégié et un rameau défavorisé. Ces deux rameaux ont la même valeur topographique mais l'observation montre qu'une fois assemblés en axes ils se comportent comme s'ils appartenaient à des ordres différents, ce qui justifie la convention entre ordre 1 (= caulinaire), ordre 2, ordre 3 ...

Dans la nature la plante entière montre une ramification sympodiale dichasiale s'appliquant à tous les rameaux quel que soit l'ordre auquel ils appartiennent.

En éclairage expérimental de 16 heures par jour l'ensemble de la plante est resté de type sympodial dichasial, mais les rameaux d'ordre 2 prennent une allure sympodiale monochasiale.

Enfin, en éclairage de 8 heures par jour la disparition quasi totale des rameaux d'ordre 2 fait que la plante a une ramification sympodiale monochasiale.

Remarque concernant le port prostré de ces Euphorbes :

Le port prostré est la conséquence du développement des bourgeons axillaires ou latéraux et de la disparition du bourgeon apical (qui aurait donné une tige
ig. 57a dressée). Toutefois au stade I (1er noeud) le rameau $b_1$ n'est pas parallèle au sol

mais de 3/4 oblique.

fig. 57e Au stade VII (4 noeuds), la plante, par son poids, commence à s'infléchir pour se rapprocher du sol. Le centre de la rosette est donc situé beaucoup plus haut que les extrémités. La plante prend l'aspect "parapluie".

## II - MORPHOLOGIE DES FEUILLES.

### A - HISTORIQUE.

L'étude des feuilles est un peu plus précise que celle des tiges et des stipules, mais les descriptions sont insuffisantes ou même absentes au point que des botanistes comme WHEELER (1941), FOSBERG (1946), FERNALD (1950) ont pu penser que la description de LINNÉ (1753) s'appliquant à E. maculata pouvait convenir à une autre espèce E. supina Raf. et qu'E. maculata devait, en conséquence, s'appeler E. preslii Guss. (qui reste, pour nous, une Euphorbe dressée).

L'étude de l'appareil foliaire me semble présenter un intérêt d'autant plus grand que les "fleurs" n'attirent pas l'attention par des caractères particuliers. Elles sont d'ailleurs très petites, moins d'un millimètre. L'étude détaillée et systématique des feuilles, chez les Euphorbes prostrées, ne se trouve pas chez les auteurs. A titre d'exemple, examinons la feuille d'E. maculata ; seuls deux dessins semblent correspondre à la réalité : celui donné par WHEELER (1941, pl.662D) sous le nom d'E. supina Raf., reproduit sans modifications par FERNALD (1950), et celui de CHOPINET (1950). Ces dessins sont petits et surtout ne représentent qu'une seule feuille, caulinaire vraisemblablement, parce que seule observable à l'oeil nu. Contrairement à l'opinion de JOVET (1949) je pense que le dessin de FOURNIER (1936, p. 265, n° 1206 bis) n'est que très approximatif et ne donne qu'une bien faible idée des formes que peut prendre la feuille.

Avant d'entreprendre l'étude de la feuille d'E. maculata, reportons-nous donc aux diagnoses. J'ai rassemblé, dans un tableau récapitulatif les données éparses et fragmentaires recueillies chez les principaux auteurs : PLUKENET (Alm. Bot. 1692, p. 372), LINNÉ (1753, Sp. pl., p. 455, n° 21), BOISSIER (1862-1866, p. 46, n° 156), FOURNIER (1936-1961, p. 266), CHOPINET (1950, p. 139), FERNALD (1950, p. 970, n° 26, sous le nom d'E. supina), GLEASON (1958, p. 484). On en déduit que :

Tab. I p. 21

"La feuille d'E. maculata est de forme ovale, dissymétrique, à bords dentés, en grande partie entière de l'autre côté, avec des dents plus nombreuses

vers le sommet. Ses dimensions sont inférieures ou au plus égales au centimètre. La couleur varie de vert sombre à violacé avec une tache brune ou rouge sur le milieu du limbe. Celui-ci est glabre sur la face supérieure et présente au contraire des poils sur la face inférieure de la feuille. Le limbe montre trois nervures et on note la présence de stipules."

Il est curieux de constater que les auteurs semblent accorder beaucoup d'importance à la forme (10 références), aux dents (6 références), à la macule (6 réf.) aux dimensions (5 réf.) alors que ce sont précisément les paramètres les plus sujets à subir des fluctuations. On ne peut donc prétendre s'en servir pour une description, tout au moins sans que les limites de leurs variabilités soient précisées.

Par contre, les caractères importants et distinctifs : présence des stipules (2 références), feuilles opposées (2 réf.), feuilles trinervées (1 réf.) qui distinguent immédiatement les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum des autres Euphorbes sont à peine citées.

B - LA FEUILLE DES EUPHORBES PROSTREES : cas particulier la feuille d'E.maculata.

Les feuilles des Euphorbes prostrées sont opposées quel que soit l'ordre auquel on s'adresse. Quelques caractères retiendront notre attention : les stipules, d'abord, puisque nous étudions les Euphorbes stipulées de la section Anisophyllum, puis le pétiole, le limbe, les poils, les nervures ...

1 - Stipules.

D'une manière générale, les stipules sont lancéolées ou linéaires. Elles sont situées à la base du pétiole, les deux stipules contiguës étant souvent soudées en une seule pièce interpétiolaire.

Examinons les stipules de quelques espèces :

E. maculata L.

fig. 9 Les stipules sont situées à la base du pétiole, de part et d'autre de celui-ci. Il y aura donc une stipule sur la face exposée à la lumière et une sur la face tournée contre le sol. La même disposition se retrouve pour la face opposée. Les stipules contiguës se soudent deux à deux par leur base . Il y aura ainsi deux stipules soudées sur la face exposée à la lumière et deux sur la face située contre le sol. Cette disposition est constante et nous la retrouverons chez toutes les espèces de la section Anisophyllum.

fig. 9 J'appellerai 1 et 1' les stipules d'un même côté, 2 et 2' les stipules correspondantes de l'autre côté. 1 et 2 sont soudées et sont situées sur la face exposée à la lumière. 1' et 2' sont soudées et sont situées sur la face tournée contre le sol.

La stipule est une petite lame foliacée sans épaisseur directement mesurable. Sa longueur est voisine de 1 mm ; sa largeur : 0,3 à 0,5 mm à la base, 0,1 mm pour les parties digitées. La lame, transparente, nuancée de rose vif est constituée de cellules de formes irrégulières. De nombreux poils pluricellulaires (2 ou 3 cellules) frangent la lame. Ces stipules sont en général digitées à deux et plus souvent trois lanières. Ces digitations dérivent toutes du type simple.

E.chamaesyce L.

Dans l'état actuel de ce travail il apparaît qu'E.chamaesyce doit être considérée comme une espèce collective. C'est pourquoi son étude détaillée sera publiée à part. L'espèce que je cite ici a été récoltée au jardin botanique de la Faculté de médecine et de pharmacie d'Angers. Elle est caractérisée par les poils situés sur la carène de la capsule (sans doute est-ce E.prostrata Ait.). J'ai retrouvé la même espèce dans les serres à Cactées du jardin mexicain au Muséum de Paris. Cette forme est suffisamment reconnaissable, contrairement à bien d'autres, pour que je
fig. 10 puisse l'utiliser. Quand je cite E.chamaesyce L. c'est de cette espèce dont il s'agit. Les dessins ont été faits d'après la plante récoltée au Muséum...

Dans la description d'E.chamaesyce L. donnée par BOISSIER (1862, p. 34) je relève que les stipules sont "sétacées, à base assez souvent augmentée d'un denticule".

L'E.chamaesyce que j'ai observée possédait des stipules transparentes bordées de poils pluricellulaires. Les cellules avaient des contours irréguliers. Ces stipules entières peuvent effectivement ressembler à des soies. Toutes ces observations sont à reprendre ultérieurement.

La description des stipules des autres espèces est vraiment très superficielle. Dans BOISSIER (op. c.) :

E.peplis L. : "stipulis 2-3 fidis subulatis" (p. 27, n° 71).

E.humifusa Willd. : "stipules subulées à base souvent dentée" (p.30, n°82).

E.polygonifolia L. : "stipules multifides" (p. 28, n° 72).

E.serpens Humb., Bonpl. et Kunth : "stipules entre les pétioles blanchâtres, triangulaires, à pointe dentelée". (p. 29, n° 80).

E. polygonifolia L.

fig. 12 Les stipules d'E.polygonifolia sont intéressantes. Seules, elles sont charnues et très polymorphes. Situées sur les rameaux d'ordre 2 elles sont typiquement bifides ; sur les rameaux d'ordre 1 ce caractère est moins net : par exemple on peut voir sur la figure 12 C que les stipules 1 et 2 sont toutes les deux bifides et soudées par leur base. En A, les deux stipules sont aussi soudées par leur base mais alors que la stipule 2 est entière, la stipule 1 montre un début de bifurcation. En D, la stipule 1 est bifide presque jusqu'à la base et la stipule 2 est entière et non soudée à 1. Enfin en F, je ne puis pas me prononcer car la branche centrale peut aussi bien faire partie de la stipule 1 que de la stipule 2, à moins d'une coalescence des branches 1 et 2.

Conclusions.

Ces remarques concernant l'E.polygonifolia montrent que la forme des stipules est variable. On peut penser que l'action de substances tératogènes ou les désherbants peuvent modifier leur forme. L'étude en est actuellement en cours.

Déjà, lors d'expériences sur le photopériodisme, j'ai essayé de voir si des
fig. 13 variations d'éclairement entraîneraient un changement dans la forme des stipules. Les résultats sont peu probants. Peut-être peut-on déceler une tendance à la réduction de la stipule en une lame simple par suite de la disparition des expansions latérales. En tout cas, les stipules ont à peu près gardé leurs dimensions naturelles.

2 - Pétiole.

Tous les auteurs s'accordent à dire que le pétiole est court. En fait, la partie visible ne représente que la moitié du pétiole à peine. La plus grande partie est cachée par la portion dissymétrique du lobe ou "auricule" de la feuille. Il est replié en forme de S dans le plan vertical.

3 - Limbe.

a)- Couleur. Chez les Euphorbes prostrées, la couleur est très variable même à l'intérieur d'une espèce. La teinte la plus fréquemment rencontrée est le vert intense (E.humifusa, E.polygonifolia, rarement E.maculata) ; E.serpens se distingue par sa teinte vert glauque uniforme. Le plus souvent les feuilles sont plus ou moins rougeâtres : E.maculata a une couleur gris foncé tirant sur le violacé rose ; certains spécimens montrent des teintes rouge sang. (1)

---

(1) voir page 172 carences .....

b)- Macule. Chez E.maculata on peut voir au centre de certaines feuilles caulinaires et plus rarement sur des feuilles d'ordre 2 une tache pourpre plus
fig. 8 ou moins étendue et de contours très irréguliers. Cette tache n'est pas constante, toutes les feuilles, sur un même pied, ne la possèdent pas. A la loupe, cette macule donne l'impression d'un pigment rouge qui diffuserait sous l'épiderme. Elle persiste en général sur les exsiccata d'herbier. Toutefois quand on traite les feuilles par l'eau bouillante la macule disparaît.

Pour l'instant, je n'attacherai pas d'importance à la présence ou à l'absence de la macule. D'autres plantes en effet la possèdent : E.preslii Guss., par exemple, ce qui explique peut-être pourquoi les auteurs américains ont pensé que LINNÉ avait nommé " E.maculata " cette Euphorbe dressée.

c)- Poils. Les poils ne sont pas également répartis sur les feuilles. La face supérieure de la feuille d'E.maculata en est pratiquement dépourvue ; la face inférieure est couverte de poils épars, sans ordre apparent. Ces poils, en forme de soies, sont pluricellulaires : deux à quatre cellules, rarement une seule. Comme ceux des tiges ils s'élèvent perpendiculairement au limbe et arrivés au tiers de leur longueur se recourbent pour venir appliquer leur extrémité sur le limbe. Leur longueur est de 200 à 300 µ ; leur diamètre de 20 à 30 µ .

A l'exception d'E.chamaesyce qui peut être glabre ou poilue, toutes les autres espèces de la section Anisophyllum sont dépourvues de poils.

d)- Nervures. La feuille des Euphorbes de la section Anisophyllum est typiquement trinervée, mais la nervation, à l'état naturel, est peu apparente car les feuilles sont légèrement crassulentes. Chez E.maculata les nervures et leurs
fig. 35c ramifications apparaissent comme un réseau vert foncé, épais, vermiculé, entre les mailles duquel on voit le mésophylle vert tendre laissant passer la lumière par transparence. La surface du limbe prend des teintes rosées, diffuses, fonçant sur les bords. Il y a un espace assez net entre le réseau périphérique des nervures et la marge du limbe ; cet espace qui forme bordure est rose vif.

La macule apparaît alors comme une concentration locale du pigment rose un peu plus forte au centre de la feuille et l'on comprend que ses bords ne soient pas nettement définis. Certaines E.maculata ont la totalité de leur limbe envahi par le pigment ; la macule disparaît alors dans la masse rose générale, ce qui explique les variations de teintes observées.

En éclaircissant les feuilles au chloro-lactophénol, on fait apparaître les
fig. 14 nervures avec netteté. La nervure principale, centrale, parcourt le centre du pétiole et aboutit au sommet de la feuille. Deux nervures latérales irriguent les bords interne et externe. Le bord externe présentant la dissymétrie caractéristique de la section Anisophyllum, la nervure correspondant à ce territoire présente une ramification se dirigeant dans ce lobe.

Les nervures secondaires sont interconnectées et non pas terminées sur le pourtour du limbe. On peut rattacher cette nervation au type camptodrome(1).

L'E.polygonifolia, bien que conforme au schéma général, présente des parti-
fig. 14 cularités intéressantes. Comme son nom l'indique elle est sensée imiter la feuille de renouée Polygonum aviculare L. qui est symétrique. Chez E.polygonifolia le lobe de l'anisophyllie est peu marqué et "rentre" dans le limbe. La nervation se trouve modifiée : la nervure principale prend beaucoup d'importance, les deux nervures latérales jouent le même rôle que dans les autres feuilles, mais par suite de l'allongement du limbe qui entraîne le parallélisme des bords elles simulent des nervures secondaires qui se détacheraient de la nervure principale.

Le limbe est épais et les deux demi-limbes se touchent presque par leur face supérieure parce que la feuille est repliée sur elle-même à la manière des pages d'un livre que l'on referme. La feuille est rarement à plat par suite de la très grosse nervure centrale qui s'oppose à l'étalement. Rappelons que cette espèce vit dans les sables littoraux. Sa morphologie est sans doute en rapport avec le régime marin. Cependant E.peplis, autre espèce halophile, ne présente pas ce caractère.

Les autres espèces n'ont pratiquement pas de nervure centrale apparente et leurs feuilles restent appliquées bien à plat sur le sol.

fig. 7 p. 18 e)- Stomates. L'épiderme inférieur des feuilles montre des cellules de deux sortes : les unes en "jeu de patience" (E.maculata, E.jovetii, E.serpens, E.humifusa, E.chamaesyce) ; les autres de forme polygonale (E.peplis, E.polygonifolia).

---

(1)- On sait que l'on peut classer les nervures en trois types élémentaires (FOSTER et GIFFORD, 1959) :

1 - le type camptodrome (camptos = flexible, recourbé).

2 - le type acrodrome (acros = pointe, sommet) dans lequel deux longs faisceaux secondaires vont presque jusqu'au sommet du limbe.

3 - le type craspédodrome (kraspedon = bord) dans lequel les nervures secondaires s'étendent jusqu'au bord du limbe.

Pour le premier groupe, les stomates sont de type anomocytique à tendance parfois anisocytique.

Pour E.peplis les types sont mélangés. On trouve les types anomocytique (comme chez E.polygonifolia), anisocytique et paracytique.

*

* *

# C H A P I T R E  III

## MORPHOLOGIE ET ETUDE STATISTIQUE APPLIQUÉE A LA FEUILLE D'E.maculata DANS LES CONDITIONS NATURELLES D'ECLAIREMENT

La morphologie descriptive est toujours subjective. L'appréciation de tel ou tel caractère est laissée au jugement de l'observateur et ne peut, dans ces conditions, que varier d'une personne à une autre. De là viennent sans doute bien des confusions et des erreurs de détermination.

Je me suis donc attaché à mettre au point une méthode réellement objective. Le principe de celle que j'ai adoptée est le suivant :

Toutes les feuilles sont loin d'être semblables. Il existe pratiquement des
fig. 2 rameaux d'ordres apparemment différents : ordre 1 ou caulinaire ; ordre 2, ordre 3, portant respectivement des feuilles d'ordre 1, 2 et 3. Chez les auteurs on ne trouve pas cette distinction. En l'absence d'indications à ce sujet, on peut toujours supposer qu'ils parlent de feuilles caulinaires parce qu'elles sont les plus grandes et facilement observables à l'oeil nu. Les feuilles d'ordre 2, peu visibles, ne sont pas mentionnées. A plus forte raison les feuilles d'ordre 3 qui ne sont observables qu'après dissection.

Or, une étude biométrique, pour être valable, doit englober toutes les feuilles sans en excepter une seule.

Il faut alors considérer, pour chaque feuille, une série de paramètres très
fig. 16 clairement définis : hauteur, largeur, etc. tels qu'ils apparaissent sur le schéma de la figure 16. Le calcul statistique appliqué à chacun de ces paramètres permettra

de donner des constantes biométriques : moyenne arithmétique, variance, écart-type. De ces résultats se dégageront une limite inférieure et une limite supérieure de la variation.

En fait, chaque paramètre se voit attribuer trois mesures : sa limite inférieure, sa moyenne arithmétique, sa limite supérieure.

Le report, sur un papier, de ces données pour tous les paramètres considérés permet de construire trois enveloppantes : inférieure, moyenne, supérieure, ce qui permet d'obtenir un véritable portrait-robot de la feuille.

Précisons que ce ne peut pas être l'image de telle ou telle feuille qui est ainsi obtenue (pourquoi l'une plutôt que l'autre ?). Elle n'est, en fait, celle d'aucune feuille en particulier mais elle exprime les limites extrêmes de la variation, les comprenant toutes. Entre les enveloppantes extrêmes on peut placer n'importe quelle feuille de la série considérée. C'est la substitution d'une morphologie dynamique à la classique morphologie statistique : les données sont établies, non plus à partir d'éléments subjectifs, contestables, mais de faits réels, objectifs, fournis par la nature elle-même et ne pouvant qu'aboutir à un résultat théoriquement exempt de critiques.

## I - ETUDE STATISTIQUE.

### A - CHOIX ET DEFINITION DES PARAMETRES.

Puisque le limbe est vert (ou rose) et le pétiole rouge-vif, les points de rencontre des bords interne et externe de la feuille avec le pétiole sont nettement repérables.

Orientation du dessin :

fig. 16 Sur la figure 16, les deux feuilles d'une même paire sont présentées dans la position qu'elles occupent naturellement sur la plante, mais redressées, pour des raisons de commodité, parallèlement à la tige dont l'emplacement correspond à l'axe figuré entre elles.

Dans ces conditions, les deux bords se faisant face correspondant aux espaces I, II, III, IV, qui seront définis plus loin p.41 ) sont les bords internes des feuilles. Les bords externes correspondant aux espaces 1, 2, 3, 4 et portant le

lobe dissymétrique sont les bords externes des feuilles. Par suite, on peut dire que les bords internes sont tournés vers le sommet du rameau et que les bords externes sont tournés vers le centre de la rosette quand les feuilles occupent leur position naturelle.

Le sommet S, toujours marqué par une dent, est visible sans ambiguïté.

L'axe de la feuille est la droite joignant le sommet au point de jonction du limbe (sur sa face externe) avec le pétiole. On distingue une feuille gauche quand le bord externe est tourné vers la gauche du lecteur et une feuille droite quand le bord est à sa droite.

Tous les paramètres sont portés par des perpendiculaires à cet axe :

$x_1$ : point de tangence de la partie baso-externe que j'appelle auricule.
H : hauteur comprise entre S et $x_1$.
OG et OD : perpendiculaires menées en O et tangentes respectivement aux bords externe et interne de la feuille en G et D.
L : largeur totale comprise entre les deux perpendiculaires OG et OD, pouvant se décomposer en : $L = O'G + O'D$

L'espace compris entre $x_1$, l'axe de la feuille et son bord externe est divisé en quatre parties de hauteurs égales : 1, 2, 3, 4 ; de même, l'espace interne est divisé en quatre parties de hauteurs égales : I, II, III, IV. Cette division en quatre parties fait apparaître la notion d'espace interquartile utilisée en statistique qui attache une valeur particulière au milieu de l'espace considéré. Les espaces 2 et 3, adjacents à ce milieu, situés de part et d'autre, ont dans le plan une position privilégiée. Plus extérieurement se définissent les espaces 1 et 4 dont la valeur significative est moindre.

Partant de la partie baso-externe de la feuille, on trouve les paramètres suivants :

B : traduit la largeur du demi-limbe à la distance 1/4 H de la base.
C : traduit la largeur du demi-limbe à la distance 1/2 H de la base.
D : traduit la largeur du 1/2 limbe à la distance 3/4 H de la base.

Etant donné l'extrême petitesse de la feuille, on peut considérer que b, c, d, traduisent aussi la largeur du 1/2 limbe respectivement aux points 1/4 H, 1/2 H, 3/4 H, bien que décalés dans le plan du fait de la dissymétrie de la feuille.

Au point de rencontre du limbe et du pétiole, on peut considérer quatre autres

paramètres :

A : (pour le bord externe) définit la valeur de la dissymétrie basale, horizontalement, en comprenant l'auricule caractéristique de ces feuilles.

a : (pour le bord interne) définit la largeur du limbe au niveau du pétiole.

$y_1$ et $y_2$ tels que $y_1 + y_2 = Y$ précisent la valeur de la dissymétrie basale, verticalement.

## B - METHODES ET TECHNIQUES.

### 1 - Choix de l'échantillon.

Le premier problème qui se pose est le choix de l'échantillon sur lequel va porter l'étude statistique. Ce choix est obligatoirement arbitraire(1) en respectant toutefois certaines conditions : dans une population donnée je prends l'échantillon qui est à mes yeux le plus caractéristique en ce sens qu'il correspond le mieux à l'idée que j'ai de la plante après avoir examiné de très nombreux exemplaires. Il est rare que deux plantes, aussi proches l'une de l'autre qu'elles puissent être, aient des caractères rigoureusement identiques. Les caractères sont identiques à la majorité des individus qui composent la population mais peuvent également s'en éloigner plus ou moins par rapport à la moyenne. C'est ce qu'on appelle l'écart-type. On peut donc concevoir une limite inférieure et une limite supérieure de la variation entre lesquelles se situe toute l'étendue de la population. En prenant une valeur fixée à trois fois la valeur de l'écart-type, les statisticiens considèrent que les deux limites inférieure et supérieure couvrent théoriquement 99 % de la population et d'un point de vue pratique, la population entière.

### 2 - Provenance des échantillons.

En 1964 j'ai fait mes premières mesures sur E.maculata récoltée à Arcachon ; en 1965 j'ai continué mes mesures sur des échantillons récoltés à Paris, sur l'esplanade devant le laboratoire de physique du Muséum, rue Cuvier. J'ai complété ces mesures en travaillant sur les échantillons des herbiers envoyés par le Staatsher-

---

(1)- Il y a donc introduction d'un élément subjectif. Pour être parfaitement objectif, il faudrait analyser toutes les feuilles de tous les sujets.

barium du Münich[1]. J'ai eu aussi le privilège de pouvoir examiner les échantillons de l'herbier du Muséum de Paris. En 1967, j'ai mesuré les feuilles d'échantillons frais récoltés au jardin botanique de Nantes.

Devant la concordance de mes résultats, c'est l'étude de cette dernière plante que je choisirai de développer, seule, ici. Cette Euphorbe, au maximum de son développement, en août, possédait des rameaux d'ordres 1, 2 et 3 tels qu'ils ont été définis précédemment. (voir pages 29 et 30)

3 - Mesures.

Chaque feuille a été détachée du rameau, puis dessinée à la chambre claire au grossissement uniforme de 18. Sur le dessin, et pour chaque feuille, ont été portés les paramètres tels que je viens de les définir. Chaque paramètre a été mesuré séparément et chaque mesure a été ramenée à sa valeur réelle en la divisant par 18. Ainsi les valeurs données sont-elles exprimées en millimètres. Ce procédé, seul, permet d'approcher une valeur convenable que la petitesse des feuilles aurait empêché de donner.

fig. 17
Tab. II

En disposant les valeurs des paramètres bout à bout comme sur la figure 17 (tableau 2) on obtient pour chaque feuille une véritable fiche d'identité. Il est impossible que deux feuilles soient semblables :

exemple : feuille 1 : $x_1$ = 0,44 mm ... ; c = 1,05 mm ... ; H = 02,72 mm (certaines hauteurs dépassant 10 mm ex. : H = 13,43 mm, il fallait laisser la place des dizaines d'où quatre chiffres pour la colonne hauteur).

La lecture de chaque paramètre, pour une catégorie donnée de feuilles (par exemple les feuilles caulinaires gauches) se fait dans le sens vertical :

exemple : la somme de tous les paramètres $x_1$ pour les n feuilles sera lue par l'ordinateur : $S(x_1) = 0,44 + 0,61 + 0,55 + \ldots$

4 - Partie mathématique.

fig. 17

Les données numériques, présentées comme il vient d'être dit, sont portées sur des cartes qui sont perforées en conséquence. Les informations sont ensuite trai-

(1)- Je remercie Monsieur le Professeur MERXMULLER, directeur du Muséum de Münich, qui m'a confié les riches collections d'Euphorbes prostrées de cet établissement.

tées par l'ordinateur.

a)- Programme :

Pour chaque variable du problème, le programme calcule : sa valeur moyenne, sa variance, son écart-type, le coefficient de corrélation[1].

b)- Définition des termes et exemples :

. valeur moyenne = moyenne arithmétique

C'est le quotient de la somme des valeurs de M observations sur leur nombre M

. variance ou indice de dispersion

C'est la moyenne des carrés des écarts à la moyenne

exemple : comment varie le paramètre A dans toute la série des feuilles mesurées ? :

Je calcule la moyenne arithmétique que je désigne par : $\bar{x}$ (se lit "x barre"). Soit $x_1$ la première mesure de A. Son éloignement par rapport à la moyenne, ou "écart à la moyenne" est :

$$x_1 - \bar{x}$$

Cet écart est linéaire et ne traduit pas une dispersion ou "variance", notion qui implique l'idée d'une surface. J'élève donc au carré :

$$(x_1 - \bar{x})^2$$

de la même manière, pour une mesure $x_2$, j'aurai :

$$(x_2 - \bar{x})^2$$

pour : i mesures :

$$\frac{1}{i} \sum_{i=1}^{i} (x_i - \bar{x})^2$$

La dispersion moyenne pour ce paramètre A (variance) sera :

$$\frac{1}{i} \sum_{i=1}^{i} (x_i - \bar{x})^2$$

---

(1)- voir annexe mathématique à la fin du mémoire (p. 213)

En procédant ainsi, je ramène la variance à une surface moyenne, indice de dispersion du paramètre considéré par rapport à la moyenne arithmétique.

. écart-type

En extrayant la racine carrée je reprends le raisonnement précédent à l'envers : je repasse, en fait, de la surface à une droite. Il y a deux racines, une positive et une négative, ce qui se traduira par une valeur supérieure et une valeur inférieure de l'écart à la moyenne : c'est l'écart-type.

. coefficient de corrélation - droites de régression

Le terme "régression" désigne une marche arrière. Qu'appelle-t-on droites de régression ?

En statistique : supposons faite l'observation de deux caractères désignés par

$$x_i \text{ et } y_i$$

Dans un système d'axes OX, OY, on peut toujours représenter le point correspondant à la $i^{ème}$ observation, ce point ayant pour coordonnées : $x_i$ et $y_i$.

Supposons n observations faites avec les résultats suivants :

1 - le nuage représentatif est localisé sous forme elliptique ( page 46)
2 - quand $x_i$ croît, $y_i$ croît.

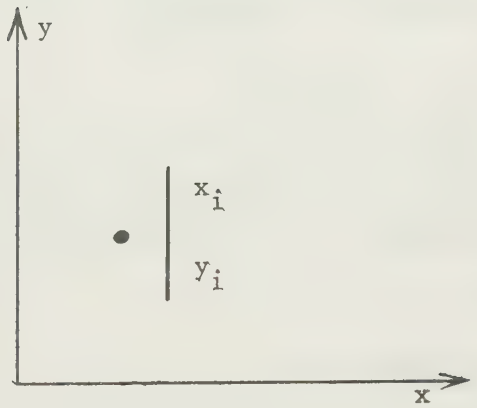
On est donc arrivé à penser qu'il existe une corrélation entre $x_i$ et $y_i$ se traduisant par une relation mathématique linéaire. Cette relation peut être définie de deux façons exactement inverses :

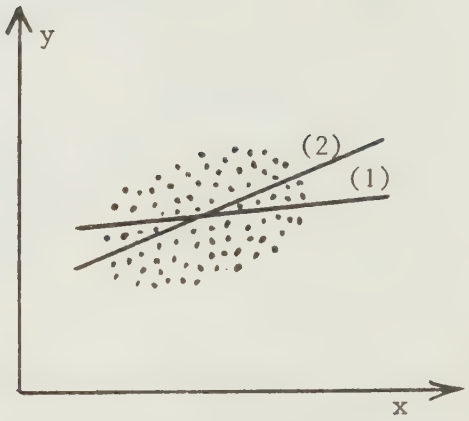
a)- à $x_i$ on associe $y = a\,x_i$ tel que pour i donné le $y = a\,x_i$ calculé est le plus proche (au sens des moindres carrés, par exemple) du $y_i$ de l'observation. On a une droite d'estimation de y variable, en fonction de la variable x ( droite n°1 ).

b)- à $y_i$ on associe $x = a'\,y_i$ tel que pour i donné le $x = a'\,y_i$ calculé est le plus proche (au sens des moindres carrés, par exemple) du $x_i$ de l'observation.

On a une droite d'estimation de x variable en fonction de la variable y (droite n°2 ).

Ces deux droites sont appelées de régression.




Dans le cas idéal où $x_i$ et $y_i$ seraient exactement liés par une fonction $y = a\,x$ les deux droites seraient alors confondues.

Dans ce cas le produit $a.a'$ aurait une signification.

Etudier la corrélation entre deux paramètres A et B c'est d'abord écrire que le rapport :

$$\frac{A}{B} = a$$

ou encore :

$A = a.B$ qui est l'équation d'une droite dont la pente est précisément : a et qui ne passe pas nécessairement par l'origine. L'équation serait alors :

$$A = a.B + b$$

soit : $\frac{A}{B} = a + \frac{b}{B}$ (ce rapport $\frac{b}{B}$ pouvant être négligé)

On pourra donc construire la droite de régression de A par rapport à B :

$$A = a.B + b$$

et la droite de régression de B par rapport à A :

$$B = a'A + b'$$

Le coefficient de corrélation sera :

$$r = \sqrt{a.a'}$$

En cas de corrélation parfaite il est égal à : 1.

## II - MORPHOLOGIE DE LA FEUILLE D' E. MACULATA L.

### A - RECONSTITUTION DE LA FEUILLE A PARTIR DES CONSTANTES BIOMETRIQUES.

Fig. 18 Tab.III A partir des résultats numériques consignés sur les divers tableaux, toutes les feuilles ont été reconstituées de la manière suivante :

1 - Feuille caulinaire gauche.(1)

a)- Représentation en moyenne arithmétique :

Il suffit de refaire en sens contraire le schéma de la figure 16. Il faut procéder dans l'ordre suivant :

Je trace un axe vertical sur lequel je place un point S, en haut de la feuille de papier, arbitrairement. A partir de S, je porte, vers le bas, la hauteur Tab.III H = 6,90 mm. J'obtiens ainsi un point P à partir duquel je trace une perpendiculaire à l'axe dirigée vers la gauche et qui porte $P x_1 = 0,31$ mm.

Par S je mène une perpendiculaire ST à l'axe SP. L'espace entre les deux parallèles ST et PO est divisé en quatre espaces de hauteurs égales. Je peux alors porter B = 1,40 mm ; C = 1,31 mm ; D = 1,13 mm.
Je porte ensuite, conformément au schéma de la figure 16 : $y_1 = 0,13$ mm ce qui me permet de tracer a = 0,48 mm vers la droite de l'axe.
Je divise l'espace compris entre les deux parallèles ST et a en quatre parties égales. Je peux tracer b = 1,56 mm ; c = 1,78 mm ; d = 1,63 mm.
Pour finir : OG = 2,17 mm ; OD = 3,66 mm respectivement à gauche et à droite de l'axe.

En joignant tous les points obtenus je trace ainsi l'enveloppante qui donne une image de la feuille selon les données mêmes fournies par l'observation et le calcul statistique. Ce dessin est exact car il résulte de données quantitatives fournies par la nature elle-même et non de données qualitatives subjectives, les seules utilisées jusqu'ici dans les flores.

Le dessin sera achevé quand les dents des bords de la feuille seront portées. Le problème méritant de longs développements sera abordé plus loin (p. 67 ).

---

(1)- Une analyse semblable peut être faite pour les feuilles caulinaires droites en se fondant sur les mêmes tableaux. Je donne celle qui concerne les feuilles caulinaires gauches à titre d'exemple.

b)- Représentation en limite inférieure et en limite supérieure :

Par le même procédé, en utilisant les données statistiques consignées sur le tableau on peut construire la limite inférieure et la limite supérieure de la variation. On place ces deux enveloppantes sur le même dessin que celui de la moyenne arithmétique. Ainsi a-t-on une représentation de la feuille dans toute l'étendue de
fig. 18 sa variation. C'est ce que montre la figure 18 qui traduit en image les données numériques du tableau III, fournies par l'ordinateur. La partie hachurée représente la valeur moyenne de la variation (feuille moyenne). La petite surface noire représente la limite inférieure de la variation et la surface totale limitée par la courbe extérieure représente la limite supérieure de la variation.

Remarque : Au premier abord la forme de la limite inférieure peut surprendre et faire penser à une erreur dans la représentation. Elle est souvent très déformée et méconnaissable. Elle peut faire penser aussi à une interprétation purement théorique.
fig. 2 Comparons-la pourtant à la feuille de base de la figure 2 désignée par une flèche (en bas, à droite) : la similitude est frappante. Cette feuille qui apparaissait comme "théorique" existe bien réellement : c'est une feuille de base de la plante, située près du centre, et mieux encore, une feuille épicotylédonaire. Il semble d'ailleurs logique que cette dernière se situe à la limite inférieure de la variation foliaire.

Par suite de l'existence du gradient axial, les feuilles du milieu du rameau représentent approximativement la limite supérieure, rarement atteinte d'ailleurs, et les feuilles du sommet du rameau se rapprochent de la valeur moyenne de la variation.

c)- Considérations sur les points de tangence G & D (gauche et droite).

Dans tout ce qui précède, les données numériques expriment la valeur moyenne des mesures. OG et OD entrent dans cette catégorie avec une limite inférieure et une limite supérieure. Or l'examen des feuilles une par une montre que la position des points de tangence sur le bord externe comme sur le bord interne est variable.

fig. 23 Examinons le bord externe :

Le point de tangence est situé sur le bord du limbe à l'endroit de la plus grande largeur de la demi-feuille(1).

(1)- J'appelle demi-feuille l'espace compris entre l'axe et le bord externe ou le bord interne.

Dans 29 % des cas, le point de tangence est situé dans l'espace 1 ; 64 % des feuilles l'ont dans l'espace 2. Il est plus rare de le rencontrer dans l'espace 3 : 7 % des cas. On constate qu'il n'est jamais dans l'espace 4.

Examinons le bord interne :

Le point de tangence ne peut se trouver que dans les espaces II (50 % des cas) et III (50 % des cas). Il ne se voit jamais en I ni en IV.

Représentation :

Puisqu'il y a trois cas possibles pour le bord externe et deux pour le bord interne on a six possibilités de représenter la feuille, si l'on veut tenir compte de la position du point de tangence :

Il est bien évident que ces variations qui apparaissent nettement sur les schémas très agrandis de la figure 23 ne se traduisent, en fait (étant donné la petitesse des feuilles qui n'ont que quelques millimètres) que par des "nuances" imperceptibles à l'oeil nu. J'ai effectivement rencontré ces diverses formes.

On voit la difficulté de donner une image correcte de la forme d'une feuille. Il n'y a pas une forme, mais des formes et il est nécessaire de donner plusieurs images pour avoir son vrai visage.

### d)- Le coefficient de corrélation : r

### Sa signification en morphologie.

fig. 18 Examinons le tableau III et reportons-nous au schéma, fig. 18, relatif aux feuilles caulinaires d'E.maculata.

Considérons deux à deux les paramètres du bord externe de la feuille :

fig. 16 Le paramètre A représente la valeur de l'anisophyllie, c'est-à-dire la dissymétrie de la feuille, et en même temps l'endroit où elle est susceptible de subir des modifications. Ce paramètre est donc sujet à des fluctuations, son introduction dans les rapports AB, AC, AD, donne effectivement des corrélations variables et souvent très mauvaises :

fig. 18 $r = 0,48$ ..... $0,14$ ..... $0,37$

Par contre, les paramètres B, C, D ont d'excellentes corrélations entre eux (on se souviendra que C est le milieu de la feuille) :

B C : $r = 0,84$ et $0,90$ C d : $r = 0,76$ et $0,83$

Les extrêmes B D : $r = 0,57$ et $0,64$ sont un peu moins bons.

Considérons maintenant les paramètres du bord interne de la feuille :

Le bord interne n'est évidemment pas perturbé par l'anisophyllie. Les coefficients de corrélation sont remarquablement constants et traduisent une stabilité dans la forme :

| | | | |
|---|---|---|---|
| ab : | r = 0,71 | et | 0,82 |
| ac : | 0,71 | | 0,86 |
| ad : | 0,70 | | 0,83 |
| bc : | 0,96 | | 0,98 |
| cd : | 0,98 | | 0,95 |

ces valeurs de r sont excellentes surtout celles où entre le paramètre c qui est le milieu de la feuille. Les extrêmes bd où r = 0,96 et 0,92 sont tout à fait remarquables.

Dans toutes les feuilles examinées, le bord interne a une forme remarquablement stable ; par contre le bord externe, s'il garde une forme sensiblement constante pour la partie supérieure, subit de grandes perturbations dans sa partie basale dues aux variations du lobe anisophylle.

Comparaisons entre les bords interne et externe :

Les paramètres intéressés sont : A, B, C, D pour le bord externe et a, b, c, d pour le bord interne.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Aa : | r = 0,05 | et | 0,26 |
| Bb : | 0,60 | | 0,37 |
| Cc : | 0,51 | | 0,28 |
| Dd : | 0,41 | | 0,13 |

On voit que les deux moitiés de la feuille sont indépendantes. Le coefficient de corrélation entre A et a est remarquable à cause de l'anisophyllie.

. points de tangence.

Il résulte de l'étude précédente qu'il faut s'attendre à ce que les coefficients de corrélation soient très mauvais entre OG et OD.

OG / OD : r = 0,10 et 0,21

D'autre part, dans les rapports avec la hauteur et la largeur on voit que des corrélations s'établissent parfois mais ne sont pas significatives.

| | BORD EXTERNE | BORD INTERNE |
|---|---|---|
| OG / H | 0,48 | 0,83 |
| OD / H | 0,43 | 0,70 |
| OG / L | 0,02 | 0,62 |
| OD / L | 0,01 | 0,60 |

ces corrélations sont très variables sur le bord externe et bien meilleures sur le bord interne.

. rapport hauteur-largeur.

| | | |
|---|---|---|
| H / L | 0,73 | 0,76 |

La feuille garde des rapports harmonieux entre sa hauteur et sa largeur, ce qui signifie bien que la forme reste sensiblement constante. Etant donné la petitesse des feuilles nous pourrons en conséquence donner les valeurs numériques de la hauteur et de la largeur et négliger les autres paramètres, pour des raisons de commodité.

. rapport $Ax_1$.

| | | |
|---|---|---|
| $Ax_1$ | 0,96 | 0,94 |

Ces deux paramètres sont intimement liés et la variation de l'un entraîne la variation de l'autre.

e)- Conclusion.

Nous retiendrons de tout cela que la feuille caulinaire est remarquablement constante dans sa forme. Les rapports entre les paramètres, ou "corrélations", montrent que l'un d'eux ne peut varier sans entraîner corrélativement la variation de l'autre. D'autre part, la feuille caulinaire montre des perturbations dues à sa partie dissymétrique. Cette observation conduira à une étude plus approfondie de cette "anisophyllie".

2 - Feuilles d'ordre 2.

Les feuilles d'ordre 2 sont plus petites que les feuilles caulinaires. Elles ne
fig. 20 présentent plus de gradient axial. On doit donc s'attendre à la disparition de la limite inférieure de la variation (qui représente les feuilles de base du rameau). Effectivement, pour obtenir la limite inférieure, il est souvent impossible de soustraire la valeur de l'écart-type qui est supérieure à celle de la moyenne
fig. 19 arithmétique, ce qui explique les vides laissés dans les tableaux.

Les feuilles d'ordre 2 ont donc sensiblement la valeur de la moyenne arithmétique, oscillant légèrement de chaque côté de cette moyenne.

. Coefficient de corrélation.

Les rapports dans lesquels entre le paramètre A ont un coefficient de corrélation légèrement supérieur à celui des feuilles caulinaires. Ce qui indique une feuille moins dissymétrique.

| | | BORD EXTERNE | BORD INTERNE |
|---|---|---|---|
| AB (feuille caulinaire) | | 0,48 | 0,61 |
| AB (feuille d'ordre 2) | F. 1 | 0,86 | 0,80 |
| | F. 2 | 0,91 | 0,81 |
| | F. 3 | 0,44 | 0,77 |
| | F. 4 | 0,75 | 0,74 |
| | F. 5 | 0,92 | 0,71 |
| | F. 6 | 0,86 | 0,66 |

3 - Feuilles d'ordre 3.

Les feuilles d'ordre 3 sont très petites et d'observation difficile. Un examen
fig. 20 rapide et superficiel aboutirait à la conclusion qu'elles sont symétriques. Considérant les résultats de l'étude des feuilles caulinaires et d'ordre 2 qui sont dissymétriques on peut déduire que l'auricule existe encore mais que son bord tend à devenir une droite, terme ultime lorsque la courbe tend vers l'infini (voir chapitre Anisophyllie, p. 88 ).

fig. 21, tab. V En regardant les tableaux on constate la disparition quasi totale des paramètres $y_1$, $y_2$, $x_1$. Le paramètre A est devenu si petit qu'il peut être souvent considéré comme disparu. On sait qu'il traduit avec $x_1$ la valeur de la dissymétrie.

De même que pour les feuilles d'ordre 2, il n'a pas été possible d'obtenir la limite inférieure de la variation. Effectivement, toutes les feuilles ont une forme à peu près semblable et il n'y a pas de gradient axial. La variation se situe comme pour les feuilles d'ordre 2 autour de la moyenne, s'infléchissant parfois, n'atteignant que rarement la limite supérieure.

fig. 20 Remarque : Quand on regarde les dessins représentant les feuilles d'ordre 2 et d'ordre 3, on remarque que la feuille gauche est parfois différente de la feuille droite en limite supérieure alors que la moyenne arithmétique est sensiblement la même pour les deux feuilles. Cette observation permet de rendre compte de la notion de variance :

Exemples: la feuille 2 d'ordre 2

| | Feuille gauche | Feuille droite |
|---|---|---|
| Hauteur (moyenne arith.) | 4,58 mm | 4,58 mm |
| variance | 0,6946 | 0,8164 |
| écart-type | 0,83 | 0,90 |

la feuille 5 d'ordre 2

| | | |
|---|---|---|
| Hauteur (moyenne arith.) | 3,97 mm | 3,75 mm |
| variance | 2,4878 | 1,6844 |
| écart-type | 1,57 | 1,29 |

Dans ces deux exemples, les feuilles représentées en moyenne arithmétique (feuille gauche et feuille droite) ont une forme sensiblement égale, mais leurs variances sont sensiblement les mêmes :

- pour les feuilles 2, la variance de la feuille située à gauche est sensiblement de même grandeur que celle de la feuille située à droite. Il en résulte qu'en limite supérieure ces deux feuilles ne diffèreront guère l'une de l'autre.

- par contre, pour les feuilles 5, la variance est beaucoup plus forte pour la feuille gauche que pour la feuille droite. Il en résulte, en limite supérieure, une
fig. 20 différence entre ces deux feuilles, très visible sur le dessin.

On remarque que pour la feuille 6 d'ordre 2, c'est la feuille droite qui a la plus forte variance.

En résumé, on peut dire que des feuilles d'apparence semblable, quant à leur moyenne arithmétique, s'écartent plus ou moins de la moyenne en limite supérieure ou inférieure. L'étendue de la variation, ou variance, est différente.

4 - Application de la méthode statistique à la détection d'une espèce nouvelle : Euphorbia Jovetii nov. sp.(1)

fig. 22 En I : chez E.maculata L. on voit qu'une augmentation d'un paramètre entraîne l'augmentation corrélative de tous les autres. Il en résulte que la feuille après augmentation (en pointillé sur le dessin) est homothétique de la précédente.

En II et III : j'ai représenté de façon imaginaire ce que deviendrait la feuille si un paramètre variait pour son propre compte.

En II : je suppose une variation unilatérale de A.

En III, une variation unilatérale de B. Il en résulte la formation inévitable d'un lobe, ce qui ne s'observe jamais chez E.maculata L.

Par contre, les feuilles représentées en IV et V, bien réelles celles-là, prélevées sur une plante que j'avais d'abord rapportée à une forme d'E.maculata bien

(1)- Voir diagnose et commentaire en annexe à la fin du mémoire, p. 235

que ne présentant jamais de macule, montrent par rapport à E.maculata typique, prise comme référence, des variations anormales de certains paramètres.

fig. 22 Comparons I et IV (toutes les deux sont des feuilles caulinaires). C'est la même feuille à cette différence près que C et D du bord externe ne sont plus dans les rapports habituels avec les autres paramètres, lesquels se sont maintenus. Il en résulte une courbure remarquable donnant à la feuille son allure falciforme caractéristique.

En V, feuille prise sur le même pied que la feuille IV mais d'ordre 2, les paramètres sont dans les rapports habituels mais la hauteur cette fois, a varié de manière indépendante de la largeur. La feuille est très allongée. Je tire argument de ce fait, entre autres, pour affirmer que cette plante n'est pas E.maculata et je la considère comme une espèce nouvelle que j'appelle Euphorbia Jovetii.

Il est probable, et même certain, bien que l'étude statistique reste à faire, qu'il y a d'excellentes corrélations entre les différents paramètres chez cette nouvelle espèce et que le fait de dire que l'un d'eux varie indépendamment des autres n'est qu'en comparaison avec ce qui se passe chez E.maculata : il y a sans doute d'excellentes corrélations, mais ce ne sont pas celles d'E.maculata.

B - RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

Il résulte des calculs statistiques que la dimension des feuilles varie entre une limite inférieure et une limite supérieure. Cette variation a lieu autour d'une valeur moyenne.

Parmi tous les paramètres, nous retiendrons seulement la hauteur et la largeur, car seules ces deux valeurs peuvent présenter un intérêt pratique pour le botaniste, étant donné la petitesse des feuilles.

Les valeurs données ci-dessous sont exprimées en millimètres. Il y a lieu de distinguer les feuilles gauche des feuilles droite .

LONGUEUR DE LA FEUILLE (en mm)

Feuilles caulinaires :

gauche : $1{,}02 < 6{,}90 < 12{,}78$

droite : $1{,}00 < 7{,}06 < 13{,}12$

Feuilles d'ordre 2

gauche : $1{,}02 < 4{,}21 < 7{,}55$

droite : $0{,}64 < 3{,}48 < 7{,}70$

Feuilles d'ordre 3

gauche : 0,36 < 2,04 < 3,74

droite : 0,43 < 2,15 < 3,91

LARGEUR DE LA FEUILLE (en mm)

Feuilles caulinaires :

gauche : 1,37 < 3,32 < 5,27

droite : 1,37 < 3,35 < 5,33

Feuilles d'ordre 2

gauche : 0,20 < 1,71 < 3,69

droite : 0,26 < 1,75 < 3,56

Feuilles d'ordre 3

gauche : 0,00 < 0,69 < 1,67

droite : 0,00 < 0,72 < 1,86

*

* *

# CHAPITRE IV

## MORPHOLOGIE ET ÉTUDE STATISTIQUE APPLIQUÉE A LA FEUILLE D' E. MACULATA L. DANS LES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES D'ÉCLAIREMENT. PHOTOPÉRIODISME.

Euphorbia maculata L., comme les autres Euphorbes prostrées, est une plante de jour long. En effet, les premières plantules apparaissent en juin et les germinations se succèdent pendant tout l'été. L'éclairement maximal, sous nos climats, est réalisé lors du solstice d'été avec une durée de seize heures par jour.

L'objet de cette étude est donc de montrer comment réagit la plante quand on lui applique un éclairement continu et constant de seize heures par jour pendant une durée assez longue (quatre mois, pour cette expérience) alors que dans la nature ces conditions ne sont réalisées que pendant quelques jours seulement.

Par opposition, que devient cette plante si on lui fournit l'éclairement minimal, soit huit heures par jour, ce qui correspond aux conditions qui règnent lors du solstice d'hiver (période où la plante n'existe pas) ?

### I - MÉTHODES ET TECHNIQUES.

Les graines sont prélevées sur un seul pied d'E.maculata, bien développé et abondamment fructifié, rue Cuvier, à Paris, le 25 août 1966. Elles sont placées au réfrigérateur le 15 mars 1967 à une température comprise entre 0° et + 5°. La mise en germination est faite le 15 mai 1967 dans des boîtes de Pétri, sur papier

Joseph humide après incision des téguments de la graine.Ces boites sont placées derrière une vitre de fenêtre,en pleine lumière,sinon les germinations se font avec plus de difficultés.

ig. 75 ° 4 Lorsque les plantules sont au stade des deux premières feuilles épicotylées,elles sont repiquées dans des terrines. Celles-ci,de dimensions : 16 . 23 . 6 cm contiennent un mélange tamisé par parties égales de sable de rivière,bonne terre de jardin et terreau de feuilles.

Les terrines sont partagées en deux lots :

chaque lot est placé dans une serre dont les vitres sont recouvertes intérieurement de papier noir les isolant totalement de la lumière extérieure. Les serres sont équipées de tubes fluorescents assurant un éclairement de 5 000 lux au sol. La durée de l'éclairement est réglée automatiquement. A titre de comparaison, on peut signaler que dans la nature " au solstice d'été,à midi,l'éclairement au sol dégagé peut atteindre 100 000 lux;il baisse évidemment quand le soleil descend vers l'horizon (entre 10 et 30° d'altitude du soleil,en principe,l'éclairement est proportionnel à cette altitude) mais par une journée "non ensoleillée" tout dépend de la couverture nuageuse,dans un rapport qui peut varier de plus de 1 à 10 (par exemple de 5 000 à 50 000 lux ) " (1)

L'humidité est maintenue à saturation et la température à 20°C pour les deux lots .

Le premier lot reçoit un éclairement continu de 16 heures par jour.

Le deuxième lot reçoit un éclairement continu de 8 heures par jour.

## II - RESULTATS

### A- 1er lot : Plantes éclairées pendant 16 heures par jour.

Fig. 25 et photogr. La plante est dressée ; seuls les trois ou quatre premiers entre-noeuds sont appliqués sur le sol. Elle a un aspect étiolé avec des rameaux plus dévelop-

(1) Communication manuscrite de M.le professeur Y. LE GRAND , du Muséum national d'histoire naturelle de Paris,que je remercie de son obligeance.

pés que dans la nature, en particulier les rameaux d'ordre 2, qui sont plus allongés. Il est remarquable que les rameaux d'ordre 3 ne se forment pas. Ils sont cependant présents sous forme d'ébauches. Cette plante ne ressemble plus à E.maculata normale, mais, par contre, elle est tout à fait semblable à celle que j'ai récoltée dans les serres à Cactées du jardin mexicain au Muséum de Paris et que je ne savais pas nommer.

La méthode statistique est appliquée aux feuilles dans les mêmes conditions que pour l'étude précédente (p.43 ). Dans ce cas particulier il n'y a que des feuilles caulinaires et des feuilles d'ordre 2. C'est à cette occasion que la ramification a été étudiée. (voir p. 30 ).

1 - Feuilles caulinaires.

Les feuilles caulinaires sont plus développées que dans la nature. On trouve
fig. 8 un fort gradient axial, avec des feuilles de base petites, déformées, à bords symétriques. Au milieu du rameau, les feuilles présentent le maximum de leur développement. Enfin, au sommet, elles ont un caractère intermédiaire.

fig. 26 Le tableau VII montre, en limite inférieure, la disparition des paramètres A, $y_1$, $y_2$, et $x_1$. Cette limite inférieure, comme pour les feuilles caulinaires-nature(1), est représentée par les feuilles de base de la tige.

tabl.VII fig. 26 Les coefficients de corrélation sont en général plus élevés que pour la plante-nature. La feuille, bien que plus grande, garde donc sa forme sans subir de déformation particulière. Le paramètre A, instable et variable pour la feuille-nature, tend à se stabiliser. La dissymétrie de la feuille est renforcée, d'où les excellentes corrélations :

| | Feuilles gauches | Feuilles droites |
|---|---|---|
| AB | 0,93 | 0,69 |
| AC | 0,87 | 0,37 |
| AD | 0,80 | 0,94 |

On peut faire, au sujet de cette feuille-16 heures, à peu près les mêmes remarques que pour la feuille-nature.

---

(1)- "feuilles caulinaires nature" : par simplification d'écriture j'écrirai désormais "plante nature" pour : plante récoltée dans la nature, ayant subi l'éclairage naturel, et "plante 16 heures" ou "plante 8 heures" pour une plante en expérimentation ayant reçu un éclairement contrôlé de 16 heures ou de 8 heures par journée de 24 heures.

2 - Feuilles d'ordre 2.

fig. 28 Contrairement à celles de la nature, elles montrent parfois une limite inférieure au moins pour les feuilles situées près de la base de la tige. Cela indique un renforcement du gradient axial que l'on ne voyait pas, au même niveau, dans l'étude précédente.

tabl.VIII fig. 27 Les coefficients de corrélation sont excellents et indiquent que malgré l'augmentation de leurs dimensions, les feuilles sont restées homothétiques de celles de la nature. Cette remarque est importante et permet de penser qu'E.jovetii (voir p. 53) est bien une espèce autonome et non une variation stationnelle d'E.maculata.

3 - Point de tangence.

Comme pour les feuilles caulinaires-nature, les points de tangence peuvent se déplacer sur les bords de la feuille. La plus grande largeur sera donc plus ou moins éloignée de la base de la feuille.

Bord externe :

fig. 29 Le point de tangence se trouve dans l'espace 2 dans 90 % des cas ou dans l'espace 3, dans 10 % des cas. Il n'est jamais dans les espaces 1 ou 4. La feuille est donc plus "ventrue" que celle de la nature.

Bord interne :

Le point de tangence est situé dans l'espace II, dans 25 % des cas ou dans l'espace III, dans 67 % des cas. On peut même le rencontrer, plus rarement, dans l'espace IV (8 % des cas).

Représentation :

Deux cas sont possibles sur le bord externe, trois cas sur le bord interne ce qui donne six possibilités simultanées de représenter la feuille.

4 - Comparaisons avec la feuille caulinaire-nature.

Bord externe :

fig. 23 Le point de tangence en 16 heures n'est plus dans les espaces 1, 2, 3, mais se trouve exclusivement dans les espaces 2 ou 3. Le pourcentage de fréquence n'est plus le même. L'espace 2 voit sa fréquence passer de 64 % à 90 %. Pour l'espace 3 elle passe de 7 % à 10 %. La différence est peu sensible.

Bord interne :

Le point de tangence de la feuille-nature est, dans les espaces II et III, à égalité 50 % des cas.

En 16 heures alors que le pourcentage de fréquence, dans l'espace II passe de 50 % à 25 %, il passe de 50 % à 67 % dans l'espace III et peut même atteindre l'espace IV dans 8 % des cas, ce qui ne se produit jamais dans la nature.

Avec l'agrandissement de la feuille, il y a une augmentation de fréquence du point de tangence dans les espaces 2 et II, et déplacement de l'axe des plus grandes fréquences vers le sommet de la feuille (fig. 23, en bas à droite).

fig. 23

5 - Résultats numériques (en millimètres).

HAUTEUR :

Feuilles caulinaires :

gauche : $2{,}65 < 9{,}58 < 16{,}51$

droite : $2{,}58 < 9{,}66 < 16{,}74$

Feuilles d'ordre 2

gauche : $0{,}75 < 5{,}23 < 11{,}54$

droite : $0{,}93 < 5{,}01 < 11{,}24$

LARGEUR :

Feuilles caulinaires :

gauche : $1{,}78 < 4{,}57 < 7{,}36$

droite : $1{,}66 < 4{,}60 < 7{,}54$

Feuilles d'ordre 2

gauche : $0{,}52 < 2{,}52 < 5{,}32$

droite : $0{,}64 < 2{,}17 < 5{,}24$

B - 2ème LOT : PLANTES ÉCLAIRÉES PENDANT 8 HEURES PAR JOUR.

fig. 30 et photo.

La plante est méconnaissable tant par ses dimensions (de l'ordre d'1 cm) que par sa forme : une touffe de feuilles vert foncé, très petites, à l'extrémité d'une tige très courte cachée au milieu des feuilles. Parfois on voit deux tiges formant entre elles un angle plat. La petitesse de la plante et son port ne permettent pas de dire si elle est dressée ou prostrée.

fig.30,C La dissection montre uniquement des feuilles caulinaires sur un rameau d'ordre 1 qui constitue "l'axe principal" de la plante. Il n'y a aucune trace de rameau d'ordre 2, du moins à l'examen morphologique externe, et à plus forte raison d'ordre 3.

A l'aisselle des feuilles caulinaires opposées, on voit, tantôt à gauche, tantôt à droite, la cicatrice laissée par la cyathe solitaire lorsque celle-ci est tombée. Cette cicatrice, on le sait, indique l'emplacement où les rameaux d'ordre supérieur prennent naissance. En l'absence de rameau d'ordre 2, cette cicatrice constitue donc un point de repère précieux de l'endroit où devrait se trouver la bifurcation si le rameau d'ordre 2 s'était développé.

1 - Résultats statistiques.

Les feuilles caulinaires sont les seules présentes. Elles sont très petites, de l'ordre de 0,5 cm pour la limite supérieure de la variation et une moyenne de 0,2 à 0,3 mm de hauteur. Il n'y a pas de limite inférieure de variation. Il y a bien un léger gradient axial, peu sensible, et toutes les feuilles sont à peu près semblables. La dissymétrie de la feuille a pratiquement disparu. Si on la voit, malgré tout, c'est parce qu'on est influencé par les formes précédemment étudiées. Il faut considérer cette dissymétrie comme l'aboutissement de l'évolution d'une courbe (arc de parabole) tendant vers une droite (cette question sera traitée au chapitre "Anisophyllie", p. 89 ).

fig. 31 tabl.IX

La feuille a subi de profondes modifications dans sa morphologie structurale, ainsi que le révèle le tableau des corrélations : les paramètres situés entre le milieu de la feuille et sa base sont A, a, B, b. On constate que ces coefficients sont très mauvais.

fig. 31 tabl. IX

| | Feuille gauche | Feuille droite |
|---|---|---|
| Aa : | 0,01 | 0,74 |
| ad : | 0,18 | 0,47 |

Par contre, la feuille considérée entre sa moitié et son sommet montre qu'elle a conservé des corrélations normales :

| | | |
|---|---|---|
| BD : | 0,84 | 0,87 |
| CD : | 0,98 | 0,94 |
| cd : | 0,97 | 0,94 |

2 - Remarque.

La feuille caulinaire, en éclairage de 8 heures, n'est plus homothétique de la feuille caulinaire normale. Il est possible d'imaginer alors qu'une telle plante ayant germé en arrière-saison, en octobre par exemple, (c'est-à-dire en jour court) aurait présenté cette morphologie. Une telle plante, étudiée isolément, aurait pu recevoir un nouveau nom.

Cela montre à quel point il est nécessaire de préciser la morphologie sous ses aspects les plus divers.

3 - Résultats numériques ( en millimètres )

HAUTEUR :

Feuilles caulinaires

gauche : $0,35 < 2,69 < 5,03$

droite : $0,57 < 2,46 < 4,35$

LARGEUR :

Feuilles caulinaires

gauche : $. < 1,16 < 2,57$

droite : $. < 1,08 < 2,52$

III - CONCLUSIONS.

En jour long, E.maculata développe son appareil végétatif. Les rameaux d'ordre 1 (axe principal) de même que les rameaux d'ordre 2 sont beaucoup plus longs. Comme nous le verrons plus loin, ce développement optimal s' accompagne d'une réduction du nombre des cyathes. La plante a peu fleuri, les rameaux d'ordre 3 ne sont pas apparus.

Les feuilles sont plus grandes mais elles sont restées homothétiques de celles de la nature. Leur teinte générale est vert foncé alors que dans la nature elle est gris-rouge brun. D'ailleurs certaines plantes, qui sont vertes en appartement ou en serre, deviennent rouges quand on les sort à l'air libre. Chez les spécimens poussant dans les serres à Cactées, la macule a disparu, comme elle a disparu chez la plante en éclairage de 16 heures ou de 8 heures. Dans la nature la macule est le plus souvent présente, mais certaines feuilles en sont dépourvues, elles sont entiè-

rement vertes, ou au contraire entièrement rouges par suite de l'envahissement du pigment. Il y a là matière à recherches ultérieures pour la question de la couleur et de la répartition de la pigmentation.

Les stipules, toujours présentes, ne semblent pas être affectées par les conditions expérimentales imposées.

En jour court, la plante réduit considérablement son appareil végétatif. Il ne reste que l'axe principal dépourvu de rameaux secondaires. Les entre-noeuds sont très courts. La feuille caulinaire-8 heures est comparable à première vue à la feuille d'ordre 3 - nature : même forme, mêmes dimensions. Cette similitude de forme est peut-être due à des conditions écologiques identiques. En effet, dans la nature, les feuilles d'ordre 3 sont très serrées dans les petites "grappes" latérales et reçoivent de ce fait, peu de lumière. En éclairage de 8 heures, la feuille reçoit peu de lumière aussi.

Cependant, il ne faut voir là qu'un phénomène de convergence. Comparons dans un même tableau (tableau X) les coefficients de corrélation des feuilles d'ordre 3 - nature et celui des feuilles caulinaires - 8 heures pour les paramètres A, B, C, D et a, b, c, d (rappelons que C et c sont les milieux de la feuille ; A et a représentent la base de la feuille) :

fig. 32
tabl. X

feuille d'ordre 3 - nature :

Les coefficients de corrélation sont excellents, presque tous supérieurs à 0,70, ce qui indique que la feuille, bien que très petite, reste quand même dans un rapport d'homothétie.

feuille - 8 heures :

Les coefficients de corrélation se maintiennent à une valeur élevée pour le haut de la feuille :

r = 0,84  0,98  0,97

mais ils "s'effondrent" pour la base de la feuille :

r = 0,13  0,13  0,18

ce qui indique de profondes modifications morphologiques dans le sens de la disparition de l'anisophyllie, dont il sera question plus loin. Voilà un exemple où la méthode statistique met en évidence un phénomène qui morphologiquement n'apparaît pas.

La plante fructifie abondamment. Tout se passe comme si elle sacrifiait tout à la fonction reproductrice, à la survie de l'espèce, parce qu'elle dispose de peu de

lumière (conditions qui existent en arrière-saison). Cela semble valable pour les plantes issues de germination tardive. Les autres qui ont germé "normalement" en plein été ont achevé leur vie végétative et sexuelle. Toutes proportions gardées, on peut faire un rapprochement avec des plantes de zones subdésertiques qui en quelques jours germent, se reproduisent et meurent ; cependant, dans ce cas, il y a une forte luminosité et l'humidité joue le rôle essentiel. Toute cette question devra être reprise ultérieurement.

Pour une plante appartenant à la section dite "Anisophyllum" la disparition de l'anisophyllie est tout à fait remarquable puisque justement l'attention est attirée sur ce caractère. Comme nous le verrons en un chapitre prochain, cette disparition n'est qu'apparente. La courbe figurant le bord externe de la feuille est seulement située sur la partie éloignée du sommet de la parabole que représente l'auricule et peut alors être assimilée à une droite.

*

* *

# CHAPITRE V

## NOMBRE ET RÉPARTITION DES DENTS SUR LES FEUILLES

Nous avons vu aux chapitres précédents qu'il est impossible de trouver deux feuilles semblables. Le nombre et la répartition des dents sur le bord de la feuille n'échappent pas à cette règle. Dire, par exemple qu'une feuille est "dentée" d'un côté, "subentière" de l'autre, "denticulée vers l'apex", "finement dentée au sommet" n'est pas suffisamment précis. Seule la méthode statistique permet de traduire les variations observées.

### I - HISTORIQUE.

Les auteurs n'ont jamais donné qu'une indication subjective, au sujet du nombre des dents. Chez E.maculata, par exemple, on lit que la feuille est "finement dentée" (P. FOURNIER, 1936). Le mot "finement" traduit bien une impression mais quelle réalité se cache derrière lui ?

LINNÉ (1753) : "... Foliis serratis ..." puis plus loin il écrit : "foliis crenatis ... folia ... serrata, altero latere maxima parte integerrima...".

BOISSIER (1862-1866) : "... foliis ... versus apicem serrulatis".

CHOPINET (1950) : "bord denticulé".

FOURNIER (1936) : " ... aiguës, finement dentées au sommet".

HEGI (1925) : "fein gezähnelt".

GLEASON (1958) ne mentionne pas la présence de dents.

II - OBSERVATIONS PERSONNELLES.

La feuille d'E.maculata est charnue. Le limbe montre des nervures épaisses, apparemment d'un vert foncé, noyées dans une masse verte beaucoup plus claire. Sur la marge du limbe, on peut voir une bordure hyaline à reflets roses. Le bord du limbe est creusé de petites dépressions ou inflexions marginales qu'occupent des masses charnues ou "mucrons" parfaitement transparentes. Les dents ne sont donc pas
fig. 35-B des découpures du limbe mais de petits organes "surajoutés" dont la nature n'a pas été encore élucidée.

Les "dents" ainsi définies ne se présentent pas de la même façon à l'observateur suivant la position qu'elles occupent sur la surface du limbe qui est épais, rappelons-le : il n'y a jamais de dents sur la face inférieure du limbe en contact avec le sol. Elles sont localisées entre le milieu de l'épaisseur et la face supérieure de la feuille.

Deux cas peuvent se présenter :

1°)- La dent est située entre le milieu de l'épaisseur et la face supérieure du limbe (la feuille étant posée à plat sur le support).

La dent ne peut s'observer qu'à la loupe. Elle se confond avec le bord du limbe, hyalin, plus ou moins transparent, comme le mucron lui-même. A l'oeil nu, même un observateur consciencieux ne remarque pas de dent puisque la "dent" et le substrat se confondent ton sur ton. Cette disposition des dents est générale sur le bord interne de la feuille.

Ces observations peuvent expliquer l'affirmation de LINNÉ et d'autres auteurs lorsqu'ils écrivent que la feuille est en grande partie entière (à supposer qu'ils désignent bien le bord interne de la feuille ...). C'est vrai, mais à l'oeil nu seulement.

2°)- La dent est située juste sur le milieu de l'épaisseur du limbe.

Cette disposition des dents est générale sur le bord externe de la feuille. La dent se détache alors sur le fond plus sombre du substrat sur lequel elle est placée ; dans ce cas elle est parfaitement visible.

## A - OBSERVATIONS DANS LES CONDITIONS NATURELLES.

### 1 - Feuilles caulinaires.

Fig. 37
Tabl. XI

#### a)- Tableaux des mesures.

Ces tableaux donnent le nombre de dents par espaces, tels qu'ils ont été définis sur la figure 16 en distinguant les bords interne et externe de la feuille. Ils donnent également le nombre moyen de dents par espace, ainsi que le pourcentage de dents dans chaque espace. Dans la partie centrale du tableau, j'ai essayé de traduire en caractères typographiques de taille et d'épaisseur différentes, le pourcentage de ces dents.

#### b)- Interprétation des deux tableaux précédents et de la figure 36.

A titre d'exemple, considérons les espaces 1, 2, 3, 4 situés sur le bord externe de la feuille caulinaire gauche. On peut voir, par simple lecture du tableau, que la moyenne est sensiblement constante pour les espaces 1, 2, 3, comprise entre 1,64 et 1,71 dents, ce qui signifie qu'il y aura 1 ou 2 dents dans ces espaces.

Dans l'espace 4, la moyenne monte brusquement à 3,28 dents. Il y a donc une augmentation très nette du nombre des dents vers le sommet de la feuille comme le signalent les auteurs (BOISSIER, 1826-1866, FOURNIER, 1936).

Or, pour un espace donné, il y a un nombre optimal de dents, ce qui n'exclut pas d'en rencontrer d'autres, en pourcentage moindre. Ainsi :

- pour l'espace 1 :

On peut rencontrer 1 dent ou deux dents à égalité des chances (35 % des feuilles présentent ce caractère).

Le caractère 0 dent apparaît dans 7 % des cas. Le caractère 3 dents se rencontre dans 21 % des feuilles examinées, ce qui n'est pas négligeable et il est indispensable d'en tenir compte pour avoir une représentation exacte de la denture de la feuille.

- pour l'espace 2 :

Le caractère 2 dents s'affirme puisqu'il passe de 35 % (dans l'espace 1) à 57 %. Mais dans cet espace on peut rencontrer 1 dent : 21 %, 3 dents : 44 % ou pas du tout : 7 %.

- pour l'espace 3 :

Il présente les mêmes caractères que l'espace précédent, à peu de choses près. On peut y trouver 0 dent dans 7 % des cas. Le plus grand nombre de feuilles examinées montre, dans cet espace, 1 ou 2 dents. On peut même trouver 3 dents, dans 14 % des cas.

- pour l'espace 4 :

On note la disparition des caractères 0 dent et 1 dent. Le minimum observé est 2 dents (21 %). Le plus grand nombre de feuilles présente 3 dents (50 %), certaines allant jusqu'à 4 dents (14 %) et parfois j'ai observé 5 et même 6 dents (7 % des feuilles).

Représentation :

fig. 36 Sur la figure 36 j'ai essayé de traduire de manière dynamique ces données en respectant les conventions suivantes : je fixe à 25 % la limite en deçà de laquelle le caractère est minimal. Au-delà de cette limite il devient dominant. Dans ces conditions, si le nombre de dents est inférieur à 25 %, j'indique ce nombre en petit caractère. Si ce nombre dépasse 25 % je l'indique en gros caractère.

Exemple :

Considérons sur la feuille caulinaire droite (fig. 36), pour les espaces I, II, III, IV, les caractères 0, 1, 2, 3, 4 dents :

| | espace I | espace II | espace III | espace IV |
|---|---|---|---|---|
| 0 dent | 28 % | 7 % | 7 % | disparaît |

J'écris donc 0 en gros caractère dans l'espace I et en petit caractère dans les espaces II et III.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 dent | 64 % | 64 % | 50 % | disparaît |

ce caractère domine en I et II, s'affaiblit en III et disparaît brusquement en IV.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 2 dents | 7 % | 28 % | 42 % | 7 % |

ce caractère existe faiblement en I, s'affirme en II (devient dominant) atteint son maximum en III et s'affaiblit en IV.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 3 dents | 0 % | 0 % | 7 % | 57 % |

ce caractère n'a jamais été rencontré en I et en II. Il apparaît faiblement en III, et s'affirme brutalement en IV.

| | espace I | espace II | espace III | espace IV |
|---|---|---|---|---|
| 4 dents | 0 % | 0 % | 0 % | 14 % |

ce caractère n'apparaît qu'en IV faiblement.

D'une manière générale, quand on examine la feuille de bas en haut, on constate que le nombre de dents varie : un caractère donné apparaît, s'affirme et disparaît tandis que le caractère suivant, d'ordre immédiatement supérieur, fait son apparition et se modifie d'une manière analogue, avec un décalage qui s'accélère de plus en plus à mesure que l'on se rapproche du sommet de la feuille. On assiste alors à une augmentation basifuge du nombre des dents. Cette augmentation doit évidemment être considérée dans l'espace et non dans le temps.

c)- Remarques et déductions : cas de la feuille caulinaire gauche : (pour les espaces 1, 2, 3, 4).

Le caractère 1 dent existe dans 35 % des cas pour les espaces 1 et 3. Dans l'espace 2, on peut noter un léger fléchissement (21 %) que l'on peut considérer comme négligeable puisqu'il ne se maintient pas. Il n'y a donc pas lieu d'écrire, suivant les conditions adoptées 1 en petit caractère, pour l'espace 2.

d)- Résumé.

Les feuilles caulinaires gauches et droites sont régulièrement dentées sur leurs deux bords avec toutefois les restrictions suivantes : il y a une augmentation basifuge qui se traduit par un nombre de dents moindre à la base et une augmentation très sensible vers le sommet. Sur le bord interne des feuilles, celui qui est tourné vers le rameau porteur de feuilles, le nombre de dents est inférieur à celui que l'on peut trouver sur le bord externe, mais il n'est jamais nul.

Dans ces conditions, on peut dire, avec LINNÉ, que la feuille est bien "dentée d'un côté, subentière de l'autre". Elle est également "finement dentée au sommet", tel que l'écrit P. FOURNIER.

2 - Les feuilles d'ordre 2.

a)- Définitions.

Si la plante possède n rameaux d'ordre 2, on peut considérer que toutes les feuilles n° 1 de chacun de ces rameaux sont comparables puisqu'elles ont une posi-

tion topographique semblable. On peut donc appliquer le calcul statistique sur la somme de toutes ces feuilles. Le raisonnement est le même pour les feuilles n° 2 et 3, etc. Exemple : considérons sur la figure 36 les feuilles d'ordre 2, 1g signifie :
fig. 36 somme des feuilles situées en position 1, à gauche par rapport au rameau qui les porte, dans les 8 rameaux d'ordre 2.

b)- Tableaux des mesures.

fig. 38 tabl.XII Comme pour les feuilles caulinaires, ces tableaux donnent, pour les espaces situés sur le bord interne I, II, III, IV, et sur le bord externe 1, 2, 3, 4, le nombre total de dents et la moyenne par espace, puis le pourcentage des dents, dans chaque espace.

fig. 36 Sur la figure 36, j'ai détaillé, pour chaque groupe de feuilles, la répartition des dents sur le bord du limbe. Le tableau XII (fig. 38) donne la moyenne de toutes les feuilles d'ordre 2.

c)- Interprétation des deux tableaux précédents et représentation.

Les résultats obtenus avec les feuilles d'ordre 2 sont comparables à ceux que l'on a obtenus avec les feuilles caulinaires. On peut noter toutefois une légère diminution du nombre des dents par espace qui se traduit par une augmentation compensatrice de la fréquence. Quand on considère la répartition des dents tout le long de la feuille on retrouve, comme chez les feuilles caulinaires, une augmentation basifuge. C'est seulement au sommet de la feuille que la raréfaction des dents devient sensible, du fait de l'augmentation basifuge déjà signalée (se reporter à l'histo-
fig. 47 gramme des fréquences, fig. 47).

3 - Les feuilles d'ordre 3.

a)- Définitions.

Les feuilles d'ordre 3 sont prélevées sur les rameaux d'ordre 3 tels qu'ils ont été définis sur la figure 1. Comme pour les feuilles d'ordre 2, le symbole 1g signifie la somme des feuilles situées en position 1, à gauche par rapport au rameau qui les porte, dans les rameaux d'ordre 3.

b)- Tableaux des mesures.

fig. 39 tabl.XIII Les deux tableaux donnent, pour les feuilles gauches et droites, les valeurs moyennes pour l'ensemble des feuilles d'ordre 3.

c)- Interprétation des deux tableaux précédents et représentation.

fig. 41 La diminution du nombre des dents, déjà amorcée avec la feuille d'ordre 2, s'accentue avec les feuilles d'ordre 3 de façon très sensible. Pour les espaces 1 et 2 et I et II, le pourcentage de feuilles non dentées varie entre 50 % et 70 %. L'augmentation basifuge est cependant encore sensible au sommet, si elle a diminué à la base. Dans les espaces 3 et III on trouve encore des feuilles non dentées :30 % et 40 %, mais le caractère 1 dent devient dominant entre 45 % et 60 %. Enfin, au sommet, dans les espaces 4 et IV, la feuille peut avoir jusqu'à 2 dents (20 % et 35 %).

En résumé, on peut dire que les feuilles d'ordre 3 sont dentées sur le bord extérieur, mais faiblement, avec le plus souvent 1 seule dent par espace. Le bord interne est, dans la majorité des cas, dépourvu de dents, sauf au sommet, encore que ce nombre soit faible (1 ou 2 dents).

4 - Histogrammes des fréquences.

fig. 48 tabl.XIX Le tableau XIX, fig. 48, donne les fréquences pour le nombre des dents d'après la position topographique des feuilles sur la plante. L'augmentation basifuge est très visible surtout vers le sommet (espaces 4 et IV). On peut également noter que les deux bords de la feuille ne sont pas semblables en ce sens que la valeur de l'augmentation basifuge croît plus rapidement sur le bord externe que sur le bord interne. Là encore on retrouve cette dissymétrie présente partout chez ces plantes.

5 - Résumé et conclusions des observations faites sur des plantes récoltées dans des conditions naturelles.

Les feuilles d'E.maculata sont régulièrement dentées sur leur bord externe et montrent une diminution du nombre des dents sur leur bord interne de plus en plus important au fur et à mesure que l'on se rapproche du pétiole.

Le nombre de dents varie, par espace, en fonction de l'ordre :

| | ordre 1 | ordre 2 | ordre 3 |
|---|---|---|---|
| bord externe | 1 - 2 dents | 0 - 1 - 2 dents | 0 - 1 dent |
| bord interne | 1 - 2 dents | 0 - 1 - 2 dents | 0 - 1 dent |

Le sommet de la feuille :

L'augmentation basifuge du nombre des dents est sensible quel que soit l'ordre auquel appartient la feuille. Cette augmentation basifuge devient de moins en moins importante quand on passe de l'ordre 1 à l'ordre 3.

| ordre 1 | ordre 2 | ordre 3 |
|---|---|---|
| 2 à 6 dents | 1 - 2 - 3 dents | 1 - 2 dents |

B - OBSERVATIONS DANS LES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES D'ÉCLAIREMENT.

Les conditions imposées sont celles qui ont été décrites au chapitre précédent. L'examen des dents a été fait en même temps que les mesures des feuilles.

1 - Plante en jour long (16 heures par jour).

Rappelons que la plante ne produit pas de rameaux d'ordre 3.

a)- Feuilles caulinaires (feuille d'ordre 1).

fig. 44 tabl. XV Les résultats des observations sont consignés dans les tableaux de mesures de la figure 44 (tableau XV).

Considérons les espaces 1, 2, 3 sur le bord externe de la feuille droite. La moyenne des dents est sensiblement constante et comprise entre 1,66 et 2,41. Il y aura donc 1 ou 2 dents dans ces espaces.

Considérons maintenant l'espace 4 : la moyenne monte à 4,58 dents. On trouvera 4, 5, ou 6 dents. Comme pour les feuilles caulinaires-nature, il y a une augmentation du nombre des dents allant de la base vers le sommet de la feuille.

Soit le bord interne de la feuille droite (espaces I, II, III). La moyenne par espace est comprise entre 0,25 et 1,41 dent. Cela montre que la feuille est très peu dentée sur son bord interne. Dans l'espace IV, la moyenne est de 4,66 dents.

En résumé : tableau récapitulatif.

| Espaces | Nombre de dents | Espaces | Nombre de dents |
|---|---|---|---|
| 4 | 4 | IV | 5 |
| 3 | 2 | III | 3 |
| 2 | 2 | II | 1 |
| 1 | 1 | I | 0 |

Dans la feuille-caulinaire il y a une accélération basifuge du nombre des dents. Cette accélération est plus forte sur le bord externe de la feuille.

b)- Feuilles d'ordre 2.

fig. 45 abl.XVI Le tableau XVI (fig. 45) donne les valeurs numériques exprimant la variation du nombre des dents.

Considérons le bord externe de la feuille droite (espaces 1, 2, 3). La moyenne est sensiblement constante et comprise entre 1,37 et 1,87. Il y aura donc 1 ou 2 dents, dans ces espaces.

Dans l'espace 4 ; la moyenne monte à 3,37. On peut donc trouver, dans cet espace 2, 3, 4 dents.

Comme pour les feuilles d'ordre 2 - nature, on observe une augmentation du nombre des dents de la base vers le sommet.

Considérons le bord interne de la feuille droite (espaces I, II, III, IV). La moyenne est comprise entre 0,37 et 1,50. La feuille est donc peu dentée sur le bord interne.

En résumé : tableau récapitulatif.

| Espaces | Nombre de dents | Espaces | Nombre de dents |
|---|---|---|---|
| 4 | 3 | IV | 3 |
| 3 | 2 | III | 1 |
| 2 | 2 | II | 1 |
| 1 | 1 | I | 0 |

Dans la feuille d'ordre 2 il y a une accélération basifuge du nombre des dents. Pour un nombre de dents à peu près semblable sur les deux bords de la feuille on voit que l'amplitude de la variation, et par là même sa vitesse est plus grande sur le bord interne que sur le bord externe.

c)- Résumé et conclusions des observations faites sur des plantes éclairées 16 heures par jour.

Les feuilles d'E.maculata soumises à un éclairage de jour long sont régulièrement dentées sur leur bord externe et montrent une diminution du nombre des

dents sur leur bord interne de plus en plus important à mesure que l'on se rapproche du pétiole.

Le nombre des dents varie, par espace, en fonction de l'ordre :

| | ordre 1 | ordre 2 |
|---|---|---|
| bord externe | 1 - 2 dents | 1 - 2 dents |
| bord interne | 0 - 3 dents | 0 - 1 dent |

L'augmentation basifuge au sommet de la feuille conduit à une valeur légèrement inférieure du nombre des dents par rapport au nombre de dents observées sur les feuilles caulinaires :

- pour les feuilles caulinaires, on observe, au sommet :
  0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 dents
- pour les feuilles d'ordre 2, on observe, au sommet :
  1, 2, 3, 4, 5 dents

2 - Plante en jour court (8 heures par jour).

La plante ne développe pas de rameaux d'ordre 2 et d'ordre 3.

Feuilles caulinaires (feuilles d'ordre 1)

ig. 40
bl.XIV

Les résultats sont consignés dans les tableaux de mesures de la figure 40 (tableau XIV).

Considérons les espaces 1, 2, 3, sur le bord externe de la feuille gauche. La moyenne des dents est sensiblement constante et comprise entre 0,00 et 0,50. Il y aura donc, le plus souvent 0 dent et parfois 1 dent dans ces espaces.

Considérons maintenant l'espace 4 : la moyenne monte à 2,12. L'augmentation basifuge est faible si on la compare à celle constatée chez la plante en éclairage de jour long.

Soit le bord interne de la feuille gauche (espaces I, II, III).
La moyenne est comprise entre 0,00 et 0,62. Pratiquement, comme pour le bord externe, la feuille n'est pas dentée sur son bord interne. Cependant, par suite de l'augmentation basifuge, on voit apparaître 1 dent dans le troisième espace.

Dans l'espace IV : la moyenne est 2,12.

En résumé : tableau récapitulatif.

| Espaces | Nombre de dents | Espaces | Nombre de dents |
|---|---|---|---|
| 4 | 1 | IV | 1 |
| 3 | 1 | III | 1 |
| 2 | 0 | II | 0 |
| 1 | 0 | I | 0 |

Dans la feuille caulinaire soumise à un éclairage de 8 heures par jour, il y a une augmentation basifuge du nombre des dents. Cette accélération est sensiblement constante pour les deux bords de la feuille. On peut rappeler également que les deux bords de la feuille sont pratiquement symétriques.

C - LE PHOTOPÉRIODISME - VARIATION DU NOMBRE DES DENTS.

Dans les observations qui suivent, il est entendu implicitement que les données concernant E.maculata soumise à un éclairage de jour long ou de jour court sont faites par comparaison avec la plante récoltée dans la nature.

La lumière agit sur la plante de plusieurs façons :

1 - En fonction de l'ordre.

ig. 46 Comparons la plante- 16 heures avec la plante - nature
abl.XVII

a)- Feuilles caulinaires.

Soit le bord externe de la feuille pour les espaces 1, 2, 3, 4.

L'espace 1 correspond à l'auricule de la feuille. Il présente sensiblement le même nombre de dents sur la feuille-16 heures comme sur la feuille-nature. Il apparaît cependant en 16 heures,dans 8 % des cas, une quatrième dent.

Dans les espaces 2 et 3 le nombre des dents n'augmente pas sensiblement mais c'est le pourcentage qui traduit l'augmentation. Exemple : 60 % des feuilles-16 heures présentent deux dents contre 40 % chez les feuilles-nature.

Dans l'espace 4 l'augmentation basifuge est plus grande que dans la nature. On trouve 4 à 6 dents contre 3 (nature).

fig. 46 Soit le bord interne de la feuille pour les espaces I, II, III, IV.
abl.XVII

On note une raréfaction considérable du nombre des dents à la base. Le caractère 0 dent passe de 25 % (nature) à 75 % (16 h) pour l'espace I. Il passe de 7 % (nature) à 25 % (16 heures) pour l'espace II. On peut dire que la moitié inférieure de la feuille caulinaire (côté interne) est pratiquement non dentée.

L'augmentation basifuge est toujours sensible en 16 heures. Dans l'espace II, la raréfaction du nombre des dents constatée dans l'espace I s'atténue et les deux formes "nature" et "16 heures" sont presque semblables. Dans l'espace III, la forme 16 heures s'écarte de la forme "nature", par suite de l'augmentation plus forte du nombre des dents. Dans l'espace IV, l'augmentation est considérable. Elle se traduit par l'apparition de 5 et même 6 dents alors que dans la nature, le maximum observé est de 3 dents.

En résumé : les feuilles caulinaires gauches et droites, soumises à un éclairage de jour long (16 heures) sont régulièrement dentées sur leurs deux bords. Elles présentent une augmentation basifuge du nombre des dents. L'éclairage en jour long a pour effet de rendre plus rapide l'augmentation du nombre des dents. Par rapport aux conditions naturelles, le nombre des dents commence, à la base de la feuille, par une valeur moindre pour le bord interne, légèrement supérieure pour le bord externe. Les valeurs s'équilibrent vers le milieu de la feuille et augmentent considérablement au sommet. La raréfaction du nombre des dents est importante pour le premier quart de la feuille située près du pétiole, sur le bord interne (espace I) où 75 % des feuilles ne sont pas dentées.

En éclairage de huit heures, la feuille n'est pratiquement plus dentée. Les deux bords interne et externe sont dépourvus de dents dans la moitié inférieure. D'ailleurs, la feuille est pratiquement devenue symétrique. On note cependant une augmentation basifuge du nombre des dents. Partant de 0 dent (absolu : 100 %) de la base, on arrive, sur un bord comme sur l'autre à 1 dent (caractère dominant) au sommet.

Remarque : Comparaison des feuilles soumises à un éclairage de 8 heures avec la feuille d'ordre 3 - nature.

fig. 46 La similitude est frappante. A peine note-t-on une augmentation plus rapide du
tabl.XVII nombre des dents sur le bord interne. Les feuilles d'ordre 3 peuvent apparaître
et fig. 34 tardivement en arrière-saison. Au cours du développement de la plante, elles restent cachées par suite de l'enchevêtrement des feuilles dans les petits rameaux la-

téraux ou "grappes" déjà signalés. Ces feuilles ne reçoivent donc pas les rayons du soleil. Elles se développent donc "en jour court" ce qui explique leur ressemblance avec les feuilles en expérimentation.

b)- Feuilles d'ordre 2.

Les feuilles d'ordre 2 ne présentent guère de différence avec les feuilles-nature. On note cependant que l'augmentation basifuge en éclairage de 16 heures est légèrement supérieure sur le bord externe de la feuille. Dès l'espace 2 on voit le caractère 2 dents devenir dominant, alors que dans la nature, il faut arriver à un espace 3 pour observer cette dominance de 2 dents. Au sommet apparaissent en 16 heures 4 et 5 dents mais dans les deux cas, c'est le caractère 3 dents qui domine.

Sur le bord interne, l'augmentation basifuge est beaucoup plus importante. Elle commence par une valeur moindre du nombre des dents. En III on voit apparaître une troisième dent qui indique une augmentation par rapport à la plante-nature. Enfin, au sommet, une augmentation considérable avec 3 dents (caractère dominant) contre une dent dans la nature.

En résumé, les feuilles d'ordre 2 subissent une augmentation du nombre des dents par rapport aux feuilles dans la nature quand on les soumet à un éclairage de jour long. Cette augmentation du nombre des dents, peu sensible sur le bord externe, est très importante sur le bord interne. Le nombre des dents diminue vers le pétiole et augmente considérablement vers le sommet.

2 - En fonction de la position topographique sur la plante.

ig. 38
bl.XII

L'examen des tableaux XII fait apparaître une différence entre les feuilles gauche et droite, ce qui montre que la dissymétrie ne s'applique pas seulement à la déformation du limbe et la présence de l'auricule, mais qu'elle intéresse toutes les parties de la plante.

3 - En fonction de la position topographique sur la feuille.

ig. 46
bl.XVII

Plus sensible est la différence entre les bords interne et externe, dans le cas du photopériodisme. L'augmentation du nombre des dents dans l'espace est plus forte en éclairage de 16 heures que dans la nature. Elle conduit à un nombre de dents plus élevé au sommet. La valeur de cette augmentation n'est pas égale sur les deux bords de la feuille :

Pour les feuilles caulinaires, le nombre de dents commence par une valeur égale à celle des feuilles dans la nature. Cette valeur est légèrement supérieure pour les feuilles d'ordre 2. Dans les espaces 2 et 3 les deux feuilles sont dentées sensiblement de la même façon, mais l'augmentation, plus forte en 16 heures, donne un maximum plus fort au sommet.

fig.46
tabl.XVII

Sur le bord interne, l'augmentation est beaucoup plus rapide que sur le bord externe. A la base de la feuille, près du pétiole, en 16 heures, il y a une diminution du nombre des dents, qui devient importante pour les feuilles d'ordre 2. Au sommet, il y a une augmentation très sensible du nombre des dents. Commençant par une valeur moindre à la base, et se terminant par une valeur supérieure au sommet. le nombre des dents augmente donc très rapidement.

## III - CONCLUSION : RÉPARTITION DES DENTS SUR LES FEUILLES.

Au cours de cette étude, j'ai montré que dans la nature le nombre des dents sur la feuille d'E.maculata L. n'est pas constant.

La feuille caulinaire est régulièrement dentée sur son bord externe. Elle montre une augmentation continue du nombre des dents depuis la base jusqu'à son sommet. Sur son bord interne, il y a une raréfaction importante du nombre des dents sur la moitié inférieure proche du pétiole. La progression reprend dans la moitié supérieure qui devient alors sensiblement comparable au bord externe.

Les feuilles d'ordre 2 suivent la même progression avec toutefois une diminution à peine sensible du nombre des dents. Cette diminution, par contre, devient très importante pour les feuilles d'ordre 3 qui perdent pratiquement toutes leurs dents dans leurs moitiés inférieure-externe et inférieure-interne. Les dents réapparaissent dans la moitié supérieure mais en nombre inférieur par rapport aux feuilles d'ordre 2.

Les expériences de photopériodisme montrent une augmentation du nombre des dents en éclairage 16 heures et une diminution en éclairage 8 heures, tout en respectant la même progression que dans la nature. Toutefois, cette progression est très rapide en éclairage 16 heures : commençant par une valeur moindre, par rapport à la nature, elle aboutit à un nombre de dents supérieur au sommet.

En éclairage de 8 heures, par contre, cette augmentation est à peine sensible

et tout à fait comparable à ce qu'on peut observer dans la nature.

Enfin, on peut noter la similitude des feuilles d'ordre 3 et des feuilles caulinaires en éclairage de 8 heures. En effet, E.maculata germe,dans la nature, en juin ; c'est donc une plante de jour long. Les rameaux latéraux, très touffus, privent les feuilles d'ordre 3, extrêmement petites, des rayons du soleil. Il est donc normal de trouver, pour les feuilles d'ordre 3, une morphologie qui les rapproche d'une morphologie de jour court.

Cela montre la plasticité de cette plante. Les réactions aux conditions expérimentales permettent ainsi de préciser la morphologie normale.

*
*  *

# C H A P I T R E  VI

## ANISOPHYLLUM ET ANISOPHYLLIE - ETUDE MATHÉMATIQUE DE L'AURICULE DE LA FEUILLE

### I - DEFINITIONS ET HISTORIQUE.

En qualifiant "d'Anisophyllum" la section comprenant les Euphorbes prostrées stipulées, il semble que les auteurs aient voulu attirer l'attention sur le fait que la feuille est dissymétrique à la base. Quels sont donc l'aspect, la valeur et la signification morphologique de l'auricule tel qu'il a été défini page 85 ?

#### A - LE TERME ANISOPHYLLUM.

En 1812, HAWORTH a rapproché un certain nombre d'Euphorbes prostrées sous le nom d'Anisophyllum. Bien que n'ayant pas précisé le sens qu'il attribuait à ce mot, il semble bien que c'est à la dissymétrie de la feuille qu'il pensait quand il l'employa comme terme générique (exemple : Anisophyllum polygonifolium). Toutefois, il rappelle, entre parenthèses, le nom habituel "(Euphorbia polygonifolia L.)". Autre exemple cité, Anisophyllum Chamaesyce (Euphorbia Chamaesyce L.).

Pour la première fois, en 1828, dans son "Botanicum Gallicum", p. 412, DUBY utilise le mot Anisophyllum pour désigner une section et il écrit "Sect. I Anisophyllum ROEPER ined.".

Reportons-nous donc à ROEPER. En 1824, cet auteur n'emploie pas le mot Anisophyllum pour désigner une division du genre Euphorbia. Il distingue seulement deux catégories d'Euphorbes suivant la présence ou l'absence de stipules. C'est évidem-

ment dans le groupe des Euphorbes stipulées que se trouvent les Euphorbes prostrées. Le mot Anisophyllum se rencontre seulement dans l'énumération suivante : Euphorbia, Treisia, Dactylanthes, Medusae, Crepidaria, Galarrhaeus, Esula, Anisophyllum. Il l'attribue à HAWORTH (Syn. p. 126-159). En effet, HAWORTH en 1812 utilise le nom comme il est dit ci-dessus.

Ces indications confirment donc les références figurant par exemple dans la "Flora republicii populare romane" 1953, II, p. 302 : "sectia I, Anisophyllum (Haw.) ROEPER in DUBY Bot. Gall. I (1828) : 412".

B - LE TERME ANISOPHYLLIE.

Le terme "Anisophyllie" semble mal choisi car, loin de désigner une dissymétrie quelconque de la feuille, son étymologie suggère des feuilles inégales portées par une plante.

Dans son "Dictionnaire aide-mémoire de botanique", GATIN (1924) donne les définitions suivantes (p. 42) :

> "Anisophyllie : WIESNER : état d'une tige feuillée qui présente des feuilles de formes différentes dans ses parties hautes et dans ses parties basses.
>
> Anisophyllie habituelle : état d'une plante dont la tige principale ne présente pas le phénomène d'Anisophyllie alors que les tiges latérales le présentent".

Plus loin, il écrit : "Anisophyllie = à feuilles non semblables ...".

Or, tous les auteurs emploient ce terme qui, s'il est sémantiquement incorrect, est consacré par l'usage pour désigner la section des Euphorbes stipulées dont les feuilles sont dissymétriques. Me conformant à l'usage courant, je suivrai donc les auteurs et VINDT en particulier pour réunir les Euphorbes stipulées dans la section Anisophyllum.

II - L'AURICULE.

A - DEFINITION ET LIMITES.

fig. 49 La surface de l'auricule est limitée par le bord du limbe qui forme une courbe ressemblant à une parabole.

fig. 16 Considérons l'axe de la feuille tel qu'il a été défini fig. 16, qui passe par le point 0, point de rencontre du limbe et du pétiole. Le bord de la feuille dessine une "parabole" dont la concavité est tournée vers le bas avec un point de tan-
fig.49 gence $x_0$ sur l'axe des x. Ce point $x_0$ n'est pas sur l'axe de la feuille. La parabole est limitée par le point 0 et par le point P, intersection de la courbe et de la perpendiculaire à l'axe foliaire menée par M ($\overline{OM} = y_2$).

fig.49 La partie hachurée de la figure 49 représente l'auricule. Au-delà du point P, en se dirigeant vers le sommet de la feuille, le bord du limbe ne représente plus aucune fonction mathématique définie ; en ce sens, l'anisophyllie (feuilles dissymétriques) s'arrête en P.

## B - ÉTUDE MATHÉMATIQUE.

L'observation montre que l'auricule responsable de l'anisophyllie varie notablement des feuilles caulinaires aux feuilles d'ordre 2 puis aux feuilles d'ordre 3. Mais, pour des feuilles d'un ordre donné, le contour du lobe semble appartenir, en première approximation, à une même famille de formes au sens géométrique du terme. Pour les feuilles caulinaires, la famille de formes semble être proche d'une famille de quadratiques ou courbes du second degré. Cette remarque intuitive ne se fait pas si aisément pour les feuilles d'ordre 2 et surtout d'ordre 3.

## C - ÉTUDE STATISTIQUE.

### 1 - Propositions.

Les remarques précédentes conduisent donc à faire une étude statistique pour tenter de répondre aux trois questions suivantes :

1re question : les formes naturelles pour les auricules des feuilles caulinaires sont-elles approchables par des axes de parabole ?

2e question : de même, alors que l'observation l'induit moins nettement, les formes naturelles des auricules des feuilles des 2e et 3e ordres ne seraient-elles pas aussi approchables par des arcs de paraboles ? Ce deuxième énoncé en effet n'est pas absurde ni surtout impossible :

Etant donné une parabole, un arc extrait de cette parabole au voisinage de son sommet est beaucoup plus concave, car le rayon de courbure est plus faible
fig. 97 (arc n° 1 de la figure 97) qu'un arc extrait loin de l'origine (arc n° 3,

rayon de courbure très grand relativement au 1er).

3e question : l'étude statistique étant faite, peut-on essayer de réunir les formes géométriques naturelles en des familles qui seraient liées à l'ordre, à la position des feuilles, sur la plante ou le rameau... ? Par exemple, lier la variation du coefficient a de la parabole à la montée numérique sur un rameau ou dans des ordres différents.

2 - Résultats et discussion.

fig. 101 Les résultats sont consignés dans le fac-similé de sortie de l'ordinateur à la figure 101 où l'on trouve aussi le commentaire permettant l'interprétation des données.

Les résultats statistiques montrent que les réponses aux deux premières questions posées ci-dessus sont affirmatives.

Ainsi toutes les formes naturelles des auricules responsables de l'anisophyllie sont susceptibles d'un ajustement quadratique approchable par des arcs de paraboles. Cela parce que l'ajustement quadratique par la méthode des moindres carrés est satisfaisant.

Il faut bien remarquer que toutes ces formes ne sont pas des arcs différents ou identiques d'une même parabole, mais des arcs paraboliques pouvant correspondre à autant d'équations de paraboles différentes.

L'idée d'un ajustement quadratique est venue de l'observation des feuilles caulinaires. On a cru que la "loi parabolique" était de même vérifiée par les lobes d'ordre 2 et d'ordre 3 et que ce résultat n'était pas prévisible. On doit donc retrouver dans les calculs d'ajustement parabolique les courbures mathématiques voisines de celles qui sont observées. Le tracé de celles-ci, dans le domaine de leur signification naturelle, montrera en effet des tracés voisins.

Il convient de remarquer que pour répondre à la troisième question précédemment posée, seule l'observation des coefficients a convient. En effet, par un changement d'axes approprié, on peut toujours ramener l'équation $y = ax^2 + bx + c$

fig. 99 à la forme $y = aX^2$ (a restant inchangé), avec le changement d'axes :

$$X = X_0 + x$$

$$Y = Y_0 + y$$

La parabole reste la même (voir les démonstrations en annexe). Tenant compte de la remarque précédemment faite, on voit que les arcs observés correspondent à des arcs mathématiques extraits au voisinage du sommet (ou le contenant même), que les arcs naturels des courbes de 2e ordre correspondent à des arcs mathématiques extraits plus loin de l'origine, et que les arcs naturels de 3e ordre correspondent à des arcs mathématiques extraits plus loin encore.

A tout arc calculé, correspond une parabole mathématique entière. Il en résulte que l'on peut imaginer qu'en un point arbitraire du plan X Y on fasse coïncider tous les sommets des paraboles mathématiques entières, supportant les arcs réels calculés. Ainsi par ce procédé, se différencient les diverses familles de a.

L'extrémité de l'auricule est une parabole ou une courbe très voisine qui peut être ajustée et assimilée à une parabole

$$y = ax^2 + bx + c$$

On sait que la pente de la courbe est donnée par le coefficient a (pour x donné, $y' = ax + b$). Plus a est élevé, plus la courbe "monte vite".

Nous avons vu que les courbes des feuilles caulinaires d'ordre 2 ou d'ordre 3 ne sont pas situées sur la même portion de courbe. Pour des raisons purement mathématiques (cf. annexe) on peut ramener l'origine de tous ces arcs à un même point choisi arbitrairement par autant de translations qu'il y a d'arcs, et ainsi, faisant abstraction des facteurs b et c, ne considérer que a.

fig.51 tab.XXI Les valeurs moyennes de a, pour les feuilles caulinaires-8 heures oscillent de 1,57 à 3,63 ; de 0,499 à 0,534 pour les feuilles caulinaires-nature ; de 0,372 à 0,454 pour les feuilles caulinaires-16 heures.

fig.52 tab.XXII Les valeurs moyennes de a, pour les feuilles d'ordre 2-nature oscillent de 0,770 à 1,390 ; de 0,499 à 0,623 pour les feuilles d'ordre 2-16 heures.

Enfin, les valeurs de a pour les feuilles d'ordre 3-nature oscillent de

1,570 à 2,200.

fig.50 On voit sur ce schéma que l'on peut créer deux groupements en fonction de l'éclairement reçu par les plantes :

Pour un éclairement donné (naturel ou expérimental), on constate les variations de a en fonction de l'ordre (1, 2, 3).

On peut grouper, d'une part, les feuilles caulinaires-nature, les feuilles d'ordre 2, et les feuilles d'ordre 3-nature. (figuré blanc).

On peut, d'autre part, grouper les feuilles caulinaires et les feuilles d'ordre 2 pour des plantes ayant subi un éclairement de 16 heures par jour (figuré quadrillé).

Pour les éclairements différents, on observe les variations de a à l'intérieur d'un ordre donné.

Exemple : on peut faire l'association : feuilles caulinaires-16 heures-nature-8 heures. (figuré en hachures) ou encore : feuilles d'ordre 2-16 heures-nature. (figuré en pointillés).

L'observation des graphiques (fig. 53 à 56) permet de faire les remarques suivantes :

a)- Effet d'ordre.

Pour un éclairement donné, a croît quand on monte dans l'ordre.

Le graphique montre qu'en éclairement naturel comme en éclairement de 16 heu-
fig.55 res le plus grand des a des feuilles caulinaires est plus petit que le plus petit des a des feuilles d'ordre 2.

En éclairement naturel le plus petit des a des feuilles d'ordre 2 est plus petit que le plus petit des a des feuilles d'ordre 3.

b)- Effet suivant la position topographique sur le rameau.

On ne peut faire de remarque que sur les rameaux d'ordre 2 nature et on note une très légère augmentation des a.

c)- Influence de l'éclairement : photopériodisme.

L'augmentation de l'éclairement provoque un abaissement de la valeur de a.

fig. 53 L'éclairement en 16 heures, supérieur à celui de la nature, abaisse la valeur de a par rapport à l'éclairage naturel pour un ordre donné.

Au contraire, un éclairage en 8 heures inférieur à l'éclairage naturel, augmente la valeur de a par rapport à l'éclairage naturel.

$$a_{8\ h} < a_{nature} < a_{16\ heures}$$

3 - Interprétation géométrique. Images de l'étude analytique des a.

A tout arc calculé, correspond une parabole mathématique entière. Nous avons vu que les arcs calculés approchant les arcs de formes naturelles observées pouvaient appartenir à une portion quelconque de la parabole mathématique entière à laquelle ils peuvent toujours être supposés appartenir.

fig. 50 Il y a deux méthodes pour représenter ces courbes :

- 1re méthode : à éclairements différents

fig. 53 Graphique 1 : traite des feuilles caulinaires
nature - 16 heures - 8 heures.

fig. 54 Graphique 2 : traite des feuilles d'ordre 2
nature - 16 heures.

fig. 55 Graphique 3 : traite des feuilles d'ordre 3
nature.

- 2e méthode : à éclairement constant.

fig. 55 Graphique 1 : 3 zones { caulinaire-nature ; ordre 2-nature ; ordre 3-nature }

Graphique 2 : 2 zones { caulinaire-16 heures / ordre 2 -16 heures

Graphique 3 : 1 zone caulinaire-8 heures

## D - RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Dans les ouvrages, les Euphorbes prostrées sont pour la plupart dans la section Anisophyllum bien que les auteurs insistent seulement sur la présence des stipules pour les différencier des autres Euphorbes. Il semble donc que l'on ait attaché une valeur subjective sans grande importance à la dissymétrie de la feuille. Ce mot Anisophyllum désignant une section s'est imposé par raison de commodité, sans doute parce que la dissymétrie basale, tout au moins pour les feuilles de l'axe principal se voit bien. Il faut voir là plus la traduction d'une impression qu'une valeur morphologique réelle dans l'esprit des auteurs. Or il est démontré que ce caractère est très important et qu'il traduit bien une particularité morphologique caractéristique de ce groupe, ainsi que l'étude statistique l'a révélé. Elle a montré en particulier que toutes les auricules sont des arcs de paraboles, quel que soit l'ordre auquel on s'adresse : arc de parabole accentué pour les feuilles de l'axe principal, arc de parabole tendant vers une droite pour les feuilles d'ordre 3. Dans ce dernier cas, sans l'étude mathématique, on aurait pu penser que les feuilles étaient symétriques.

La dissymétrie de la feuille est sensible aux conditions extérieures d'éclairement. Si on augmente la durée de l'éclairement par rapport aux conditions naturelles, on voit la partie basale de la feuille s'élargir et accentuer sa dissymétrie. Si on diminue l'éclairement, on voit l'anisophyllie disparaître presque par suite du rétrécissement de l'auricule qui finit par se résorber. Le bord du limbe devient presque une droite et les deux bords de la feuille deviennent semblables. Dans ce cas, les feuilles caulinaires,qui se forment à l'exclusion des autres deviennent mimétiques des feuilles d'ordre 3 de la plante récoltée dans la nature et qui se forment en arrière-saison, en jours courts.

Quand on passe de l'ordre 2 à l'ordre 3, on constate une disparition progressive de la dissymétrie. Ainsi une montée dans l'ordre correspond au même effet qu' une diminution de l'éclairement.

L'introduction du mot Anisophyllum pour désigner la section est donc importante et justifiée, dans la mesure où l'on accepte ce terme pour la dissymétrie

foliaire. Dans une publication ultérieure sera faite l'étude comparée de l'anisophyllie chez toutes les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum.

Il est donc hautement souhaitable de garder le mot Anisophyllum pour désigner la section.

*

* *

# D E U X I E M E  P A R T I E

## ÉTUDE ANATOMIQUE DES PLANTULES ET DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

---oOo---

# C H A P I T R E I

## ANATOMIE DES PLANTULES

L'anatomie des plantules dans les diverses espèces étudiées s'étant montrée très semblable, je crois préférable de détailler d'abord l'une d'elles, E.maculata, pour la comparer ensuite avec celle des autres espèces.

### I - E.MACULATA.

A ma connaissance, l'organisation de l'appareil conducteur d'Euphorbia maculata n'a jamais été décrite. Récemment, en 1964, VERDUS a publié quelques observations générales sur les plantules des Euphorbes françaises de la section Anisophyllum. Mais l'auteur qui a étudié en plus de 5 espèces couchées l'E.nutans ne fait aucune allusion à l'appareil conducteur.

J'ai étudié l'anatomie d'E.maculata L. Etant donné la très petite taille des jeunes plantules, j'ai dû recourir à la technique de la double inclusion gélose-paraffine. J'ai choisi de jeunes plantules au stade où les cotylédons ne sont pas encore épanouis, dépourvus de radicelles et dont l'axe mesure 16 millimètres de long et 0,3 millimètre de large environ.

fig.75, 3

#### A - RACINE.

La racine est grêle et a une structure triarche. Le parenchyme cortical à méats, formé de grands éléments, contient quelques laticifères à section plus ou moins triangulaire, beaucoup plus petits que les cellules du parenchyme. L'écorce entoure une petite stèle à trois petits faisceaux ligneux alternant avec trois petits massifs libériens. Ces faisceaux correspondent à trois unités conductrices

fig. 77, 12

fig.77 et 82d

qu'il est facile de suivre de bas en haut, dans la série continue des coupes, de la racine aux cotylédons. Je les désigne par les lettres A, B, C. De ces trois unités conductrices, A et B constituent le système conducteur fondamental de la jeune plantule. L'une d'elles, A, se poursuit entièrement dans la nervure médiane du cotylédon A ; l'autre B se poursuit également dans la nervure médiane du cotylédon B mais après avoir détaché, au tiers inférieur de l'hypocotyle, un faisceau D qui devient symétrique de C par rapport au plan médian cotylédonaire . La portion restante de B et l'unité complète A se poursuivent directement dans le cotylédon correspondant sous forme, chacune, de faisceau libéro-ligneux collatéral constituant la nervure médiane du cotylédon. Le liber de ce faisceau collatéral, médian cotylédonaire, est le prolongement, dans le cotylédon, de l'unique massif libérien sous-jacent correspondant de l'hypocotyle.

Un tel phénomène n'est pas fréquent. Chez la plupart des Dicotylédones le faisceau médian cotylédonaire résulte de l'union de deux ailes libériennes distinctes encadrant le xylème alterne sous-jacent et cette fusion se trouve réalisée à des niveaux variables de la plantule selon les espèces.

Il en résulte, dans l'organisation même de l'appareil conducteur de la plantule d'E.maculata, une curieuse asymétrie, reflet de cette asymétrie qui caractérise si bien la section Anisophyllum.

Ces unités conductrices A, B, C, correspondent aux convergents de CHAUVEAUD ou aux triades de GRAVIS (1919) mais à des convergents ou à des triades asymétriques. J'ai adopté le terme de convergent car l'histogénèse qui se déroule de bas en haut dans la plantule correspond au phénomène général de l'évolution vasculaire tel que l'ont décrit CHAUVEAUD (1911) puis, plus tard, BECQUEREL (1922), BOUREAU (1954), DUCHAIGNE (1951), TRONCHET (1930) et bien d'autres. La notion de convergent s'applique aisément à tous les types anatomiques de plantules et n'implique aucune théorie phylogénique. J'emploie d'ailleurs indifféremment les termes de convergent et d'unité conductrice.

J'ai adopté la notation suivante :

P : phloème ou faisceau libérien d'une manière générale
Xa : xylème alterne
Xi : xylème intermédiaire ou tangentiel
Xs : xylème superposé
Ap, Bp, Cp, Dp : phloème des convergents A, B, C, D.

fig.77 (12)

1 - La racine à 2 mm de la coiffe.

Les trois faisceaux libériens Ap, Bp, Cp, sont bien différenciés et constitués, chacun, par un massif dense de quelques tubes criblés. En alternance avec eux s'observe l'ébauche de trois faisceaux ligneux représentés chacun par un unique vaisseau alterne Xa à peine différencié.

Contrairement à ce que l'on observe dans la plupart des Dicotylédones ce sont ici les faisceaux libériens qui vont caractériser l'organisation fondamentale de l'appareil conducteur. C'est ainsi que le faisceau Ap se prolongera directement et entièrement dans le cotylédon A pour y former le faisceau médian cotylédonaire. Il n'enverra aucune ramification dans l'épicotyle. Il atteste l'autonomie du convergent médian cotylédonaire A.

Quant aux faisceaux ligneux, leur autonomie n'est pas rigoureuse ; ils n'appartiennent pas, chacun, en propre, à un convergent unique.

fig. 77 (11)

2 - La racine à 4 mm de la coiffe.

Nous retrouvons la même structure générale qu'au niveau précédent, mais la différenciation vasculaire est plus avancée et chaque faisceau ligneux alterne compte maintenant 2 vaisseaux. Du fait de la différenciation centripète du xylème alterne et de l'exiguïté de la stèle, les trois faisceaux ligneux se rejoignent presque en une étoile à trois branches séparées seulement par une unique cellule centrale encore indifférenciée.

fig. 77 (10)

3 - La base radicale à 2 mm du collet.

La structure générale reste inchangée.

B - HYPOCOTYLE.

fig. 77 (9)

1 - Base de l'hypocotyle.

Dans la stèle toujours triarche intervient une modification qui n'affecte que le convergent B. Un vaisseau vient de se différencier en superposition directe avec le liber Bp. Il n'est pas possible de préciser s'il relève d'une différenciation tangentielle ou centrifuge mais il annonce un changement structural de l'appareil conducteur qui va se produire à un niveau plus élevé. Ce nouveau vaisseau sera donc désigné par le sigle BXi c'est-à-dire : xylème intermédiaire ou tangentiel du convergent B.

fig. 77 (8) Un peu plus haut, les trois faisceaux ligneux alternes comptent toujours chacun 2 vaisseaux alternes Xa. En outre, un nouveau vaisseau tangentiel apparaît en face du liber du convergent C. Il sera désigné par le sigle Cxid, c'est-à-dire : xylème intermédiaire droit du convergent C. Il y a lieu, en effet, de distinguer la droite et la gauche de chaque convergent : c'est la droite et la gauche de l'observateur placé suivant l'axe médian du convergent (représenté ici par un unique massif libérien) et regardant l'axe de la plantule.

fig. 77 (7) 2 - Hypocotyle à 1 mm du collet.

La stèle triarche est toujours dépourvue de moelle. Il y a seulement une unique cellule centrale indifférenciée. Chaque convergent dispose maintenant d'un vaisseau tangentiel qui lui appartient en propre : Bxi et Cxid apparus à la base de l'hypocotyle et en outre Axid qui vient de se différencier (Axid : xylème intermédiaire droit du convergent A). Ce nouveau vaisseau, symétrique de Cxid par rapport à xa (xylème alterne) réalise un dispositif vasculaire en Y comme on l'observe si souvent dans les plantules des Dicotylédones. Mais, ici, il y a lieu de remarquer que chaque branche de l'Y appartient à un convergent différent (A et C), contrairement à la généralité des cas où ce dispositif correspond aux ailes droite et gauche d'un même convergent.

fig. 77 (6) Un peu plus haut, nous retrouvons la même structure générale. Une petite particularité mérite cependant d'être signalée en ce qui concerne le convergent B. Un deuxième vaisseau vient de se différencier en superposition par rapport au liber. De ces deux vaisseaux on peut considérer que le plus interne est intermédiaire ou tangentiel (Bxi) et que le plus externe appartient à la disposition superposée (Bxs).

fig. 77 (5) C'est ce que nous retrouvons quelques coupes plus haut avec une nouvelle progression dans le sens de l'évolution vasculaire. D'une part, pour 2 faisceaux ligneux alternes, le premier des 2 vaisseaux cesse de se différencier. D'autre part, un 4ème vaisseau intermédiaire apparaît : il s'agit de Cxig (xylème intermédiaire gauche du convergent C) qui vient s'accoler à son symétrique Cxid.

fig. 77 (4) 3 - Hypocotyle à 1,5 mm. du collet.

Une modification importante intervient. Du liber Bp du convergent B commence à se détacher une aile libérienne Dp du convergent D. Le xylème alterne disparaît pratiquement, il n'y a plus guère que le vaisseau alterne xa en alternance avec Ap

et Cp. La disposition vasculaire intermédiaire ou tangentielle prédomine (Axid, Axig, Bxi, Cxid, Cxig, Dxi) et forme une chaîne presque continue autour d'une zone centrale réduite à deux cellules. La section de la stèle qui était triangulaire devient elliptique. Quelques coupes plus haut, nous retrouvons la même organisation générale, mais la chaîne vasculaire tangentielle autour des deux cellules centrales tend à se disloquer.

fig. 77 (3)

fig. 77 (2)

4 - Hypocotyle à son tiers inférieur.

Le convergent D s'est détaché complètement du convergent B. Le xylème intermédiaire disparaît. Il n'en subsiste qu'un seul vaisseau Axig. La disposition superposée est pratiquement la seule qui soit représentée : 4 faisceaux libéro-ligneux se trouvent ainsi constitués, mais les 4 pôles ligneux ne se trouvent séparés les uns des autres que par deux cellules de parenchyme central. Le phénomène appelé couramment "passage de la racine à la tige" se trouve donc achevé à ce niveau : il s'agit, comme chez les autres Dicotylédones, de la suppression progressive de la phase vasculaire alterne, puis de la phase intermédiaire lorsqu'on considère la plantule de bas en haut. Cette suppression progressive appelée accélération basifuge par CHAUVEAUD, se localise à des niveaux variables selon les espèces. Il convient donc de classer E.maculata L. parmi les espèces à moyenne accélération basifuge, puisque, dans le cas d'une intense accélération, la phase vasculaire alterne disparaît dans la racine elle-même au-dessous du collet et la base radicale a alors une structure de tige, comme chez la Courge (DUCHAIGNE, 1944 : 73-84). Dans le cas d'une faible accélération, la phase alterne ne disparaît que dans la base des cotylédons comme chez le Souci (DUCHAIGNE, 1944 : 58-65).

fig. 76 (1)

5 - Sommet de l'hypocotyle.

Toute la moitié supérieure de l'hypocotyle présente la même organisation de son appareil conducteur, c'est-à-dire une structure cruciforme tétrarche avec 4 faisceaux libéro-ligneux A, B, C, D. Ils se disposent autour d'un parenchyme médullaire réduit. Les faisceaux A et B représentent les convergents médians cotylédonnaires. Ils se poursuivent entièrement chacun dans la nervure médiane du cotylédon correspondant. On n'en trouve aucune trace dans l'épicotyle. Les faisceaux C et D représentent les convergents intercotylédonaires et bifurquent chacun en 2 branches au noeud cotylédonaire : une branche devient la nervure latérale gauche d'un cotylédon B et l'autre, la nervure latérale droite du cotylédon A, par exemple. La totalité de l'appareil conducteur de la racine et de l'hypocotyle se poursuit donc dans les cotylédons sans envoyer la moindre ramification dans l'épicotyle.

Ainsi, les deux convergents intercotylédonaires C et D proviennent chacun de la fusion de 2 vaisseaux représentant, l'un, une nervure latérale du cotylédon A, l'autre, une nervure latérale du cotylédon B (si l'on considère la plantule de haut en bas).

Le convergent C conserve ensuite une parfaite autonomie dans l'hypocotyle et la racine.

Le convergent D, au contraire, vient s'unir au convergent médian cotylédonaire B, vers le tiers inférieur de l'hypocotyle d'où le passage d'une structure tétrarche à une structure triarche. Cette réduction du nombre des convergents s'accompagne, comme l'ont observé, pour d'autres espèces, divers auteurs à la suite de TRONCHET (1930), d'une accélération embryogénique locale. C'est pourquoi sur la fig. 77 (6) on voit l'existence de xylème superposé pour le convergent B seulement, qui, de ce fait, semble un peu plus accéléré que les autres.

Ainsi peut s'interpréter, simplement, malgré son asymétrie, l'organisation cribro-vasculaire de la jeune plantule d'Euphorbia maculata L.

## II - ANATOMIE COMPAREE - CONCLUSIONS.

La structure alterne de la racine monte et persiste dans le tiers inférieur de
fig. 82c 82d l'hypocotyle. Sur les schémas, elle est représentée par des traits interrompus. Elle est remplacée plus haut, dans l'hypocotyle, par la structure intermédiaire (pointillés) et par la structure superposée (trait continu). Comme on peut le constater, la similitude des plantules d'E.serpens et d'E.maculata est frappante. E.humifusa ne se distingue en rien des deux précédentes quant à son organisation.

Dans les plantules des Euphorbes prostrées, l'interprétation de l'anatomie ou des faits ontologiques est rendue difficile par : le diamètre très petit de la plantule (100 à 300 µ), le nombre des vaisseaux : 1 à 3 pour la structure alterne,
fig. 82a 1 seul vaisseau intermédiaire, 1 seul superposé par convergent, la partie "médullaire" réduite à la valeur d'une cellule.

Il en résulte qu'il est souvent difficile de dire si un vaisseau est intermédiaire ou superposé. En effet, si l'on considère le xylème intermédiaire gauche
fig. 82a n° 11 du convergent B (B xig) on peut aussi le considérer d'emblée comme superposé, puisque, par manque de place, il est sous le phloème de B.

Remarques sur la notion de structure alterne: cette structure, entre le phloème
fig. 82c, II Ap et Cp s'arrête au niveau 2 (tiers de l'hypocotyle à son sommet). Les deux autres structures alternes résorbent rapidement leurs éléments de protoxylème (en 10, en 6) mais un seul faisceau dans les deux cas monte dans toute la longueur de l'hypocotyle et s'engage dans les cotylédons (en blanc sur le schéma II) pour constituer une partie de la nervure médiane du convergent B et la nervure latérale du convergent D. Ce même faisceau que l'on peut suivre sans interruption de la racine jusque dans les cotylédons a une structure alterne dans la racine mais aussi une structure superposée dans le cotylédon.

En 1936, ELISEI avait soutenu la théorie de l'identité des xylèmes alterne et superposé. Il considère qu'un vaisseau ligneux est un élément pluricellulaire distinct et non une file longitudinale d'éléments unicellulaires. Ainsi, un même vais-
fig.77 n° 6 seau peut être en position alterne à un niveau donné et superposé à un autre. Le xylème alterne est alors identique au xylème superposé.

Comme le fait remarquer DAUPHINÉ (1936) il ne faut pas considérer le vaisseau comme constituant une unité sur toute sa longueur, ce serait confondre le rôle physiologique du vaisseau avec sa constitution histologique.

> "le vaisseau résulte de la modification de cellules placées bout à bout, et pouvant d'ailleurs ne pas appartenir rigoureusement à la même file d'éléments méristématiques. Chacune de ces cellules modifiées en élément de vaisseau a la même origine que les cellules de conjonctif, par exemple, qui l'entourent à un niveau donné, autrement dit, chacune des unités anatomiques dont la réunion constitue le vaisseau appartient ontogéniquement au niveau où le vaisseau est considéré".

D'autre part, les éléments dissociés du bois ont des longueurs de 300 à 400 µ pour
fig. 82 les plus longs d'entre eux. La longueur totale du vaisseau 1500 à 2000 µ implique qu'il y a une succession d'éléments emboîtés.

De la racine au cotylédon on assiste à une suppression progressive des vaisseaux alternes et à l'apparition simultanée de vaisseaux nouveaux, de chaque côté du vaisseau ancien. C'est l'accélération basifuge qui se situe, pour les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum, dans le tiers inférieur de l'hypocotyle. Dans le noeud cotylédonaire, le faisceau ligneux alterne centripète représenté par une seule file (unisériée) de vaisseaux ne peut évidemment pas se diviser. Il passe donc
fig. 82c en entier dans le cotylédon. C'est le faisceau de bois superposé (apparu en 2), lorsque le phloème de B s'est dédoublé en deux massifs B et D, qui passe dans l'autre cotylédon.

D'autre part, les deux convergents A et B qui passent en entier dans la nervure médiane du cotylédon ne sont pas de même importance : l'un d'eux (ici, le convergent A) augmente de façon sensible le nombre de ses vaisseaux et devient plus important. Sans préjuger la vascularisation ultérieure des tiges, on peut penser que ce fait est en rapport avec le développement d'une seule tige issue du bourgeon cotylédonaire (rameau $b_1$, déjà vu lors du développement de la plantule d'E.humifusa). Ce phénomène se retrouve constamment chez les Euphorbes prostrées.

fig.57a-e

Enfin, on remarque que les faisceaux conducteurs ne se dirigent pas vers la gemmule mais vers les cotylédons. Il faut se souvenir que dans le développement de la plantule, le méristème apical avorte après avoir donné les deux feuilles épicotylées. Au stade des deux seuls cotylédons la vascularisation intéresse uniquement les cotylédons et cette plantule donne l'image de deux phyllorhizes où l'on voit deux convergents bien distincts. A ce stade il n'y a pas d'axe différencié.

*

* *

# C H A P I T R E  II

## E.MACULATA

## ANATOMIE DE LA PLANTE ADULTE

A ma connaissance elle n'a jamais été décrite.

### I - STRUCTURE GÉNÉRALE : CARACTÉRISTIQUES ESSENTIELLES.

fig. 81 A - RACINE.

- parenchyme cortical peu développé, limité par deux ou trois assises de liège.
- pachyte continu asymétrique ; bois entièrement lignifié à pores isolés ou en courtes files.
- pas de parenchyme central.

B - TIGE.

fig. 78 - épiderme glabre.

fig. 79 - assise sous-épidermique à tendance collenchymateuse.

- parenchyme cortical à grandes cellules pourvu de laticifères.
- fibres "péricycliques" en massifs discontinus.
- pachyte continu (un anneau continu de bois secondaire peu développé mais entièrement lignifié).
- bois primaire plus ou moins résorbé, formant des pointements de quelques vaisseaux saillant dans le parenchyme central. Il est constitué de courtes files de vaisseaux dans du parenchyme ligneux pecto-cellulosique.
- parenchyme médullaire plus ou moins lacuneux ou même remplacé par une vaste lacune centrale.

fig. 80 C - FEUILLE.

- épiderme supérieur dépourvu de stomates.
- parenchyme palissadique : 1 assise de cellules très allongées se continuant au-dessus de la nervure centrale.
- parenchyme lacuneux avec laticifères.

fig. 7 - épiderme inférieur avec stomates anomocytiques à tendance anisocytique.

Mésophylle de type bifacial sillonné de nervures caractéristiques :

Chaque faisceau libéro-ligneux est entouré d'une volumineuse gaine périfasciculaire parenchymateuse à grandes cellules sans doute en liaison avec l'écophysiologie de la plante. Cette gaine n'entoure pas complètement le faisceau de la nervure médiane, mais l'entoure complètement pour les autres nervures.

## II - ELEMENTS CONSTITUTIFS DU BOIS SECONDAIRE.

L'observation du bois secondaire après dissociation de ses éléments met en évidence d'intéressantes particularités histologiques. Certes, le plan ligneux comporte, comme chez toutes les Dicotylédones, à la fois des vaisseaux, des fibres et du parenchyme, mais la nature même des éléments conducteurs est loin d'être uniforme. Une grande diversité est réalisée puisque le bois secondaire de l'E.maculata comprend des fibres simpliciponctuées, des trachéides vraies, des trachéides ouvertes et des éléments de vaisseau.

### A - FIBRES SIMPLICIPONCTUEES OU FIBRES LIBRIFORMES.

fig. 82 (a) Elles se terminent, soit en pointe effilée, soit par une dilatation plus ou moins ondulée. De faible taille (380 µ de long sur 20 µ de diamètre environ), elles ont des parois peu épaisses et de petites ponctuations simples ovoïdes.

### B - TRACHEIDES VRAIES OU CELLULES CONDUCTRICES FIBRIFORMES.

fig. 82 (b) En forme de fibres de calibre très petit (15 µ environ), elles sont relativement courtes (480 à 450 µ ). Leur paroi peu épaisse, dépourvue de perforation, présente des petites ponctuations aréolées.

C - TRACHEIDES OUVERTES OU ELEMENTS DE VAISSEAUX FIBRIFORMES.

fig. 82 (c)

Il s'agit d'éléments fort curieux découverts par WOODWORTH en 1935 chez les Passifloracées, puis plus tard, mais indépendamment de WOODWORTH en raison de la deuxième guerre mondiale, par LEMESLE en 1947 chez les Ipecas vrais (famille des Rubiacées).

> "De tels éléments, écrit LEMESLE, en 1947, présentent l'aspect morphologique de trachéides, mais ils se font remarquer par une particularité inconnue jusqu'à présent chez ces dernières : l'existence de perforations simples, de forme circulaire (environ 14 µ de diamètre) ou elliptique (le plus grand diamètre varie alors de 7 à 15 µ ). Ces perforations se trouvent souvent au voisinage des extrémités des trachéides ; en ce cas, la superposition de ces dernières leur permet de jouer le rôle de véritables vaisseaux ouverts. On voit aussi des perforations situées assez loin des extrémités, parfois vers le milieu, établissant alors une communication entre deux trachéides juxtaposées. Nous donnerons à ces curieux éléments conducteurs le terme de "trachéides ouvertes" ou celui de "fibres aréolées conductrices" ...

WOODWORTH avait appelé ces éléments "fibres trachéides perforées ou éléments de vaisseau fibriformes".

LEMESLE a retrouvé ensuite des trachéides ouvertes chez diverses autres Dicotylédones : Sargentadoxacées (1947), Lardizabalacées (1947 ),Calycanthacées (1947), Paeoniacées (1948), Renonculacées (1948 et 1950), Ombellifères (1951). Ses principales observations ont été récapitulées dans un important mémoire en 1955.

Puis GREGUSS, en 1959, dans un grand travail d'ensemble, décrit et figure des trachéides ouvertes dans le bois de divers arbres européens. Depuis, plusieurs auteurs ont découvert de nouveaux exemples de trachéides ouvertes, en particulier BONNEMAIN (1963), DUCHAIGNE (1965), etc .

Ces trachéides ouvertes sont très intéressantes car elles renferment tous les intermédiaires possibles conduisant de la trachéide aux éléments de vaisseau. Le passage de la trachéide ouverte à l'élément de vaisseau évolué typique est réalisé par l'intermédiaire d'éléments qui se raccourcissent progressivement en même temps que leur calibre augmente. La perforation de plus en plus grande devient peu à peu terminale et horizontale.

On peut concevoir ainsi qu'au cours de la phylogénie, une série évolutive partant de la trachéide vraie ait donné progressivement la trachéide ouverte puis l'élément de vaisseau.

Il faut remarquer que les trachéides ouvertes qui ont été observées par nos devanciers appartenaient presque toujours à des espèces ligneuses. Je me suis demandé si de tels éléments existaient chez la petite plante herbacée qu'est Euphorbia maculata.

Effectivement, l'observation du bois secondaire, après dissociation de ses
fig.82 (c) éléments met en évidence la présence de trachéides ouvertes. Ce sont des éléments plus massifs que les trachéides vraies (300 à 380 µ de long et 20 à 30 µ de diamètre). Elles se terminent en pointes effilées ou au contraire plus ou moins tronquées rappelant alors des éléments de vaisseaux. Leur paroi munie de petites ponctuations aréolées présente généralement deux perforations simples, ovoïdes, dont le plus grand diamètre varie de 15 à 20 µ . Ces perforations peuvent être subterminales ou au contraire assez éloignées des extrémités. Elles sont juxtaposées et permettent à ces trachéides spéciales de jouer le rôle de véritables éléments de vaisseaux.

D - ÉLÉMENTS DE VAISSEAU TYPIQUE.

fig. 82 (d) Ces éléments vasculaires correspondent aux pores observés en coupe transversale. Plus courts que les trachéides ouvertes ils ont de 120 à 240 µ de long pour un calibre de 30 à 35 µ . Dans l'échelle des tailles généralement admise (BOUREAU, 1954) ils entrent donc dans la classe des vaisseaux très petits (diamètre tangentiel) et dans celle des vaisseaux très courts. Les ponctuations aréolées de leurs parois, très espacées, sont soit ovoïdes, soit très allongées et plus ou moins scalariformes. La perforation de chaque cloison terminale est une perforation simple, ovoïde, occupant la majeure partie de la cloison.

E - PARENCHYME LIGNEUX.

fig. 82 (f) Le parenchyme ligneux ne présente pas de particularité . Il est constitué de cellules à parois lignifiées pourvues de nombreuses ponctuations simples. Il s'agit d'éléments atteignant environ 250 µ , à extrémités tronquées ou plus ou moins effilées.

*

* *

# T R O I S I E M E  P A R T I E

## ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE QUELQUES ÉLÉMENTS DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR

—oOo—

# C H A P I T R E I

## LA CYATHE DES EUPHORBES PROSTRÉES

Chez les espèces de la section Anisophyllum la cyathe est terminale mais apparemment axillaire et solitaire (LINNÉ) d'où les indications des auteurs. Elle est constituée par la réunion de cinq bractées comprenant entre elles le plus souvent quatre glandes. Ces glandes sont accompagnées d'appendices plus ou moins lobés, à l'exception d'E.polygonifolia qui en est dépourvue.

A l'aisselle des bractées, se trouvent de nombreuses étamines[1]. Une étamine
fig.58 (C) montre un filet articulé sur un pédicelle. On admet qu'elle représente une fleur incomplète, monandre, réduite à son étamine, la partie située sous l'articulation étant le pédicelle.

### I - CAPSULES.

fig.60 Au centre de l'inflorescence, on voit un gros ovaire tricoque qui occupe toute la cavité de la cyathe à l'état jeune, mais qui fait saillie à l'état de fruit (capsule) par suite de l'allongement du pédoncule qui le porte, et qui se recourbe. La capsule mûre, complètement renversée par suite de son poids pend alors en dehors de la cyathe. Elle est surmontée de trois styles bifides et six stigmates. Cet

(1)- La signification morphologique de la cyathe est connue et il n'y a pas lieu d'y revenir ici (cf. par exemple EMBERGER, 1931).

ovaire a la signification morphologique d'une fleur apérianthée réduite à son gynécée. Elle est intéressante chez certaines Euphorbes de la section Anisophyllum car elle peut présenter à sa partie inférieure des vestiges de périanthe.

A - DISQUE HYPOGYNE.

Un problème particulièrement intéressant est soulevé par le disque situé sous la capsule. En effet, le pédoncule présente un renflement caractéristique dont la signification ne paraît pas claire d'emblée. Si l'on admet, comme autrefois, que la cyathe est une "fleur" avec ses étamines et son ovaire, il se trouve alors, effectivement au centre un ovaire seul surmonté des styles et des stigmates. Cette opinion défendue par BAILLON (1874) n'explique pas le disque situé sous la capsule.

Si au contraire avec LAMARK (1786), BROWN (1918), ROEPER (1846), WARMING (1870), CELAKOWSY (1872) ... on admet que le "pistil" est en réalité une fleur femelle réduite à son ovaire, alors le disque hypogyne prend la signification d'un calice.

fig.58 A-B

NOZERAN (1955) écrit à ce sujet : "dans l'état le plus évolué, le plus fréquent, le périanthe n'est plus représenté que par une sorte de petit disque hypogyne ...".

Existe-t-il, chez les Euphorbiacées des vestiges de périanthe disparu ?

Chez beaucoup d'espèces le disque est polygonal, sans particularité marquante, mais chez E.clusiaefolia Hook. et Arn. et E.hexagona Nutt., HABER (1925) signale trois petites écailles.

En 1954, NOZERAN montre que chez E.paganorum de l'ouest africain""sous les carpelles il y a des pièces différenciées qui représentent un calice". Il cite encore E.coespitosa Lam. de Bolivie qui montre un calice trimère bien développé ; "enfin", dit NOZERAN, "nous avons constaté chez E.corollata L. au-dessous des carpelles un disque comparable à celui des Euphorbes normales, sauf qu'il est plus large et plus ou moins trilobé".

fig.58 A

Pour HABER (1925), chaque sépale est opposé à un carpelle.

L'étude des calices des Euphorbes de la section Anisophyllum s'est révélée instructive quant à la signification qu'il convient de donner au bourrelet hypogyne.

Sur six espèces examinées, quatre portent un bourrelet charnu polygonal dont les angles sont le point de départ des arêtes de la capsule. Cette forme ne permet de faire aucune déduction.

fig.58 B

fig. 58 (B) Tout autre est l'intérêt présenté par E.peplis L. et surtout par E.serpens Humb., Bonpl. et Kunth. Les capsules de ces Euphorbes portent un disque hypogyne non plus polygonal mais digité de manière souvent irrégulière. Si E.peplis montre trois lobes encore reconnaissables, aux extrémités plus ou moins digitées, E.serpens ne présente plus de lobes distincts mais des digitations profondément accentuées et de formes très variables qui évoquent un périanthe. Dans ce cas précis, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à la tératologie pour voir réapparaître sous forme vestigiale des organes disparus. L'intérêt des Euphorbes de la section Anisophyllum est de montrer ces vestiges présents à l'état naturel.

Parallèlement à ces observations j'ai essayé de trouver des vestiges de périanthe sur la fleur mâle, c'est-à-dire, ici, l'étamine. Ces vestiges, s'ils existent, doivent se trouver au niveau de l'articulation, entre le filet et le pédicelle. Mes recherches jusqu'à ce jour ont été vaines. D'ailleurs, pour la fleur femelle, la présence de tels périanthes vestigiaux ne se rencontre que rarement, chez quelques espèces.

B - PISTIL.

fig. 59 Le pistil des Euphorbes considérées est construit sur le type trois, comme chez la quasi totalité des Euphorbiacées. Chaque style est divisé au sommet en deux stigmates et l'emplacement de cette bifurcation varie d'une espèce à l'autre :

E.humifusa : styles filiformes ; diamètre : 0,12 mm environ - longueur : 0,7 mm La bifurcation des styles se situe aux deux tiers à partir de la base.

E.maculata : styles filiformes et de diamètre sensiblement égal à ceux de l'espèce précédente. Longueur : 0,5 mm environ. La bifurcation est à peu près à la moitié de la longueur totale du style.

E.chamaesyce (celle du jardin botanique d'Angers, caractérisée par des poils sur les arêtes de la capsule) : styles petits : 0,08 mm de diamètre et 0,33 mm de longueur. Le stigmate très largement évasé se distingue peu du style sous-jacent, forme un angle très obtus entre les deux branches. La bifurcation est au tiers de la longueur à partir de la base du style.

E.peplis : la disposition est analogue à celle de l'E.chamaesyce mais les styles et les stigmates ont une forme épaissie, massive. Diamètre : 0,2 mm, longueur : 0,6 mm. La bifurcation des stigmates est au tiers de la longueur.

E.polygonifolia : le pistil est très massif, présentant des stigmates élargis et globuleux. Diamètre : 0,3 mm, longueur : 0,6 mm environ. La bifurcation est au tiers de la longueur.

E. serpens : le pistil est très petit, diamètre : 0,05 mm, longueur : 0,17 mm. La bifurcation est à peine visible. Les trois branches du pistil sont resserrées pour former une masse redressée alors que chez toutes les autres Euphorbes de la section Anisophyllum les trois branches sont très évasées et aplaties sur la capsule.

La morphologie comparée des capsules est donnée dans la clé de détermination, p. 139 et 140.

## II - GLANDES ET APPENDICES.

### A - GLANDES.

fig. 61

J'utilise le terme consacré de "glande" sans idée préconçue. Est-ce un organe de sécrétion, comme le terme de glande le suggère ? Chez les Euphorbiées,

> "elles ne présentent jamais d'exsudations ou sécrétions et les insectes, les fourmis par exemple, ne semblent pas les visiter". (VINDT, Communication orale).

Les glandes sont situées entre les bractées involucrales et, dans la grande majorité des cas, elles sont au nombre de quatre. Chaque glande est une masse charnue, parfois ronde, le plus souvent elliptique, déprimée en son centre. La forme, sensiblement constante pour les diverses espèces, ne permet cependant pas de reconnaître une espèce d'une autre. Elles sont à peu près semblables, d'où la difficulté rencontrée quand on étudie les exsiccata d'herbier. Seule la couleur, sur la plante vivante,est caractéristique, quoique plusieurs espèces puissent avoir des glandes de même teinte. Exemple : E.polygonifolia et E.humifusa ainsi que E.maculata ont des glandes vert clair. Dans la gamme des rouges, on ne peut confondre E.serpens avec ses glandes rouge vif et E.peplis qui a des glandes grenat pourpre.

### B - APPENDICES.

fig. 61

Les glandes sont ornées extérieurement d'appendices lobés, parfois entiers, de formes très variables. La couleur des appendices ne suit pas nécessairement celle de la glande. Par exemple E.serpens, à des glandes rouge vif, oppose des appendices blancs. E.maculata a des glandes vert pâle et des appendices roses.

Ces caractères permettent d'établir une clé de détermination. Plus tard, quand l'étude complète de la section Anisophyllum sera faite il faudra distinguer les caractères pris sur la plante vivante, de ceux pris sur la plante sèchée en herbier. Je crois que bien des erreurs de détermination proviennent de ce que la distinction n'a pas été faite. C'est ainsi que j'ai récolté moi-même, au Boucau, près de Bayonne, des spécimens d'E.serpens bien caractéristiques que j'ai mis à sécher entre deux feuilles de papier journal. Lorsque environ un an plus tard j'ai regardé les échantillons, ma première impression a été de voir E.chamaesyce comme j'ai pu en voir bien des fois en herbier. Dans ces conditions, combien de planches d'herbier portant l'étiquette E.chamaesyce pouvaient être des E.serpens ?

*

* *

# CHAPITRE II

## LA GRAINE DES EUPHORBES PROSTRÉES

Les graines des Euphorbes de la section Anisophyllum se distinguent de toutes les autres graines d'Euphorbes par l'absence de cette excroissance charnue appelée "caroncule" à leur partie supérieure(1).

Ce chapitre traite de la morphologie des graines. Au cours de leur biométrie, une interprétation par l'étude statistique a été réalisée.

### I - GÉNÉRALITÉS.

#### A - DÉFINITIONS.

fig. 62 La figure 62 montre une section médio-longitudinale dans une loge de la capsule, selon VINDT (1953). Elle montre la graine en place et ses différentes parties. A l'emplacement de la caroncule absente nous trouvons une zone ne montrant que le hile apparent.

Pour étudier la graine j'ai utilisé les définitions données par VINDT (1953, p. XIV-XVII). L'auteur distingue : le sommet, la base, la face ventrale, la face dorsale, les arêtes latérales, l'arête dorsale, le hile, la zone hilaire, la zone chalaziale, la forme, la section, les dimensions, le grand axe, le revêtement.
fig. 63 Toutes ces définitions sont très clairement figurées sur le schéma de la figure 63.

(1)- Les espèces de la section Diacanthium Boiss. ainsi que certaines autres de la sous-section Pachycladae n'ont pas de caroncule .

D'un point de vue pratique, les mesures de la hauteur, de la largeur et de l'épaisseur furent faites selon le schéma de la figure 63.

Il ne m'a pas été possible de préciser la valeur de l'angle mesurant l'inclinaison de la zone hilaire car les graines sont trop petites. Il sera possible, sans doute, de compléter ces données en mesurant sur des coupes histologiques.

B - HISTORIQUE ET MESURES DES GRAINES SELON LES AUTEURS.

1 - Historique.

Les descriptions données par les auteurs sont à peu près concordantes. D'une manière générale, les termes employés sont particuliers à chaque auteur et témoignent de la difficulté qu'ils ont éprouvée à trouver le mot ou la périphrase traduisant la forme dans sa réalité objective. Il en résulte un langage imprécis avec des synonymies non apparentes ou même des confusions regrettables.

E.maculata : La couleur de la graine est variable : rouge brique (FOURNIER), grise (BOISSIER), gris rosé (CHOPINET).

Les caractères morphologiques concordent à peu près : Il y a sur la graine des stries, sans préciser l'endroit où elles se trouvent. Stries peu accentuées devenant de simples rides (CHOPINET), ou côtes (BOISSIER) ; 3-5 rides transversales (FOURNIER et CHOPINET) ; 3-4 côtes d'où partent des sillons sub-irréguliers (BOISSIER) ; quelques stries transversales que l'on distingue mal (GLEASON) ; stries transversales peu profondes (WHEELER) ; ridée transversalement (WILLKOMM). CHOPINET indique que la graine a l'aspect rugueux. La forme est peu précise. Pour BOISSIER la graine est ovale-pointue, la section peut être triangulaire (BOISSIER) ou quadrangulaire (GLEASON).

E.humifusa : La graine est de couleur claire, cendrée (CHOPINET), blanchâtre (BOISSIER).

La forme est assez variable : graine à quatre angles (FOURNIER), ovoïde-trigone (CHOPINET, de LITARDIERE), oblongue-tétragone (BOISSIER). Pour tous les auteurs, la surface est lisse ou presque (FOURNIER, CHOPINET, de LITARDIERE), couverte de petites pustules que l'on voit à la loupe (BOISSIER).

E.serpens : La couleur de la graine n'est pas évoquée. Les auteurs s'accordent à trouver que la graine est lisse (FOURNIER, CHOPINET, GLEASON). Les termes employés

pour décrire cette forme sont très imprécis. Il n'est jamais dit si la description concerne le rapport hauteur-largeur ou largeur-épaisseur. Ainsi FERNALD trouve la graine "épaisse". Elle est subpyramidale pour FOURNIER, ovoïde-oblongue (CHOPINET), ovale-tétragone (BOISSIER), quadrangulaire (GLEASON), ovoïde (FERNALD).

E.chamaesyce : La couleur de la graine est variable : blanchâtre ou grisâtre (FOURNIER, BOISSIER), gris à gris brun (CHOPINET), blanche (BONNIER), ordinairement brune (de LITARDIERE), blanc pruineux (WILLKOMM).

La surface présente de nombreuses rides transversales reliées entre elles (FOURNIER), irrégulièrement anastomosées (BOISSIER), 3-4 stries transversales à peine visibles (GLEASON), graines ridées sans bourrelet à l'extrémité (BONNIER). La surface est rugueuse (CHOPINET ; Index seminum Hortus botanicus Petropolitanus ; QUÉZEL; WILLKOMM).

Comme pour les autres espèces, les auteurs ont eu des difficultés à traduire la forme. Elle est tétragone, ridée (GILLET et MAGNE), ovale-tétragone (de LITARDIERE), quadrangulaire-accentuée (GLEASON), comprimée, irrégulièrement réticulée (WILLKOMM), angles saillants, les faces avec des rides transversales (peu marquées (FERNALD).

VINDT, le premier, donne une description précise de la graine (1953, p. 31) :

> "graine ... ovoïde ... arrondie ou subtronquée à la base, atténuée vers le sommet obtus, tétragone, à faces dorsales convexes, les ventrales moins convexes ou subplanes ; arêtes latérales obtuses ou subobtuses, la dorsale subaiguë mais émoussée ; zone hilaire très oblique, oblongue-linéaire, petite ; zone chalazaire ordinairement peu distincte ; faces marquées de rugosités transversales de formes diverses, plus ou moins anastomosées, donnant à la graine un aspect ridé-bosselé ; graine brunâtre, sous un revêtement grisâtre ou blanchâtre plus ou moins persistant. Caroncule nulle".

E.polygonifolia : La teinte généralement donnée est : blanc avec des variantes : blanchâtre grisâtre (BONNIER, COSTE) ou gris (CHOPINET, BOISSIER, GLEASON).

Pour la forme, les auteurs mentionnent l'allure comprimée de la graine ; en effet, la graine d'E.polygonifolia est la plus plate de celle des six espèces étudiées.

La graine est ovoïde comprimée (FOURNIER), ovoïde à comprimée (CHOPINET), ovale (BOISSIER), dodue ("plump"), comprimée-ovoïde (GLEASON, FERNALD), subtronquée à la base, presque pointue (FERNALD), un peu comprimée, ovoïde-comprimée (COSTE), ovale et un peu aplatie (BONNIER).

Tous s'accordent à trouver la graine lisse : lisse à très finement ponctuée (CHOPINET), sans bourrelet à l'extrémité (BONNIER).

E.peplis : Graine de couleur gris, bris brun (CHOPINET), gris (BOISSIER), légèrement blanc pruineux maculé irrégulièrement (WILLKOMM), blanchâtre grisâtre (COSTE), gris pâle (BRITISH FLORA), gris clair sans bourrelet à l'extrémité (BONNIER), terne (GILLET et MAGNE).

La graine est ovoïde (FOURNIER), ovale (BOISSIER), ovale-conique (WILLKOMM), ovoïde un peu comprimée (COSTE), ovoïde (British flora , BONNIER, GILLET et MAGNE).

2 - Mesures des graines selon les auteurs.

E.maculata :

8 mm (FOURNIER)
0,7 - 0,8 mm (CHOPINET)
1 mm (GLEASON, FERNALD)

E.humifusa :

3/4 mm à 5/4 mm (HERMANN)

E.serpens :

1 mm (GLEASON)
hauteur : 1 mm ; épaisseur : 0,5 mm (FERNALD)

E.chamaesyce :

1-2 mm (FOURNIER) ; 1 - 1,5 mm (CHOPINET)
1 mm (GLEASON)

Selon QUÉZEL :

H/L = 1,2 à 2
hauteur : 0,6 - 1 mm

Selon VINDT :

H/L = 1,2 - 2
épaisseur : 0,6 - 1 mm
1 - 1,2 ; 1,5 x 0,6 - 1 x 0,7 - 1 (en mm)

Selon COSTE : "minuscule"

E.polygonifolia :

2 - 2,6 mm (GLEASON)

Selon FERNALD :

hauteur : 2 - 2,6 mm

largeur : 1,5 - 1,9 mm

Selon COSTE : 2 mm

E.peplis :

CHOPINET, HERMANN : 2,5 - 3 mm

VINDT : 2,5 - 3 mm

hauteur : 2,5 x 3

largeur : 1,7 x 2

épaisseur : 1,5 x 2 mm

COSTE : 3 mm

C - CONCLUSION : EXPOSÉ D'UNE MÉTHODE POUR PRÉCISER LES TERMES EMPLOYÉS EN MORPHOLOGIE ( selon la revue "TAXON" , 1962 )

Nous avons vu par les descriptions des auteurs combien il est difficile de décrire les formes sans ambiguité. Ainsi, que veulent dire, objectivement, les termes : oblong, ovoïde, ovale, ovoïde oblong, subpyramidal ? Quelle valeur faut-il attribuer aux termes : comprimé, ovale-comprimé ou comprimé-ovoïde, ovale et un peu aplati, etc ..., s'appliquant à E.polygonifolia ?

Nous n'aurons à représenter que des surfaces où interviennent deux dimensions : hauteur et largeur ; hauteur et épaisseur ; épaisseur et largeur. La surface est fonction du rapport de ces deux dimensions.

fig. 66 Le tableau fig. 66, reproduit partiellement de TAXON (1962), montre de telles surfaces dans le cas où la figure présente un seul axe de symétrie. Ces surfaces sont groupées en colonnes (3, 4, 5, 6). Chaque colonne exprime des rapports simples 2/1 = 2 ; 3/2 = 1,5 ; 6/5 = 1,2, pour arriver finalement au rapport 1/1 sur la ligne X. Ensuite, en allant vers la droite du tableau, les rapports sont inférieurs à l'unité 5/6 = 0,83 ; 2/3 = 0, 66 etc ...

On peut donc distinguer dans les rapports 2/1 et 3/2 la série ovatus ou obovatus parfaitement définie suivant la position de la plus grande largeur, au tiers inférieur ou supérieur.

Dans les colonnes 4, 5, 6, les rapports vont décroissant ce qui a pour effet d'élargir la surface aux dépens de sa hauteur. On pourra donc employer les termes

"late", "latissime", "depresse", traduisant sans ambiguité l'aplatissement progressif.

Exemple : la figure 42 peut se nommer "latissime ovatus" (très largement ovale). La figure 51 : "latissime obovatus" (très largement obovale).

Ces figures : ovatus et obovatus dérivent de la forme elliptique.

Dérivant de la forme rhomboèdre, nous aurons la série : "angulato-ovatus" ou
fig. 66 "angulato-obovatus". Ainsi, la figure 70 s'appellera : "obovale-anguleux déprimé".

Il y a bien d'autres formes, mais je n'ai conservé que celles qui peuvent s'appliquer aux graines de la section Anisophyllum.

## II - BIOMÉTRIE ET ÉTUDE STATISTIQUE.

### A - MATÉRIEL.

L'étude des graines, pour les six espèces d'Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum que comportent les flores européennes, a été faite sur des échantillons d'herbier et sur des échantillons vivants.

J'ai consulté les herbiers du Muséum de Paris et l'herbier de Münich. Pour les échantillons vivants, j'ai récolté moi-même :

E.maculata : à Paris, au Muséum d'histoire naturelle; à Arcachon, à l'Institut de biologie marine et en ville; au Boucau (Pyr. Atl.).

E.serpens : au Boucau, Forges de l'Adour.

E.polygonifolia : au Cap-Ferret (Gironde) et à Biscarosse (Landes).

E.humifusa : à Paris, au jardin Kahn (JOVET et HUGUET, 1965) ; au jardin alpin; à Tours au jardin botanique.

E.peplis : Côtes des Landes au Boucau (Pyr. Atl.).

E.chamaesyce : Angers (M.-et-L.) jardin botanique de la Faculté mixte de médecine et de pharmacie. Paris dans les serres à Cactées du jardin mexicain, au Muséum. Au Boucau.

D'autre part, grâce à l'obligeance de M. MORNET, aide technique principal de la graineterie du Muséum à Paris, que je remercie bien vivement ici, j'ai reçu des graines de :

E.maculata venant de Paris, de Gênes (Italie), de Naples.

E.chamaesyce : Copenhague (1 paquet venant de "Hortus botanicus Hauniensis".
Palerme (Italie) "Giardino Botanico e coloniale di Palermo".

E.peplis : Université de Liège (Belgique).
Portugal : "Hortus Botanicus Universitatis Portucalensis".

Au sujet de ces envois nous aurons à contrôler la détermination indiquée sur les étiquettes.

B - MESURES.

Les mesures sont faites à l'aide d'un oculaire micrométrique[1].

J'ai aussi effectué les mesures, avec les mêmes graines, en utilisant la chambre claire. J'ai obtenu des mesures au grossissement 55. Il m'était alors facile de trouver les dimensions réelles qui m'ont donné des résultats sensiblement comparables aux précédents.

C - RÉSULTATS.

1 - Etablissement du diagramme des fréquences pour les six espèces.

Au caractère $x_i$ correspond l'effectif $n_i$. L'effectif total de la population est :

$$n = \sum_{i=1}^{n} n_i$$

On pourra tracer les diagrammes des effectifs cumulés croissants. La fréquence

---

(1)- L'objectif est choisi de manière que la valeur mesurée couvre au moins 50 divisions de l'échelle. L'erreur relative sera donc :

$$\frac{1}{50} \pm \frac{51 - 50}{51 \cdot 50} = \frac{1}{50} \pm \frac{1}{2500}$$

Cette erreur est donc très faible : $\pm$ 0,0004 mm
1 division oculaire = 0,62 mm. $\pm$ 0,0004 mm
Le micron est donc un chiffre significatif.

(pour le caractère $x_i$) étant définie par :

$$\frac{\text{effectif de } x_i}{\text{effectif total de la population}}$$

On peut employer deux méthodes :

1°)- Série discontinue :

fig. 64 A chaque valeur du caractère correspond un effectif et donc une fréquence donnée. On joint le caractère à la fréquence correspondante. On obtient ainsi la ligne brisée A, B, C, D, E, F en trait plein. La surface limitée par cette ligne est proportionnelle à l'effectif total :

$$n = \Sigma\, n_i$$

2°)- Série continue :

fig. 64 On partage l'étendue de la série statistique en classes d'amplitudes égales. On construit les histogrammes de fréquence $AabA_1$ ; $A_1cdA_2$ ; $A_2efA_3$ ; $A_3ghA_4$. Les milieux des côtés ab, cd, ef, gh, sont précisément les points A, B, C, D, E.

Convenons de prendre l'amplitude commune des classes pour unité :

Soit : $s_1$ = surface du polygone $AabA_1$ ; $s_2$ = surface $(A_1cdA_2)$

$s_3$ = surface $(A_2efA_3)$ ; $s_4$ = surface $(A_3ghA_4)$

Nous avons :

$$S_1 = s_1 + s_2 + s_3 + s_4 = n.$$

fig. 64 Il est facile de démontrer que les surfaces (en grisé sur la figure) : Bbo et Cco sont égales. Il en est de même pour Cpd = Dpe ; Dfq = Egq ; Ehr = $FA_4r$.

Si l'on désigne par $S_2$ la surface limitée par la ligne brisée A, B, C, D, E, F, il est aisé de voir que :

$$S_1 = S_2$$

En effet, une surface perd ou gagne respectivement à chaque fois le triangle que l'autre gagne ou perd respectivement. On peut donc indifféremment adopter une représentation par histogramme, traduisant une série continue ou une représentation par polygone de fréquence traduisant une série discontinue.

fig. 65 J'ai choisi cette dernière, estimant que pour représenter les six graphes, le résultat serait plus lisible.

2 - Tableau des résultats numériques.

Le tableau XXIV, fig. 69, donne l'ensemble des résultats numériques ayant servi à l'établissement des diagrammes de la figure 65.

3 - Histogrammes des fréquences.

On voit que sur cette population de six espèces se détachent deux d'entre elles : E.polygonifolia et E.peplis. Les quatre autres espèces se regroupent en des classes d'étendue et de position voisines. Dans cet ensemble E.polygonifolia, seule, présente une épaisseur qui ne suit pas la règle. Cette graine est en effet assez plate, alors que les graines des autres Euphorbes ont une largeur et une épaisseur sensiblement constantes.

4 - Constantes biométriques :

Dans le cas des séries discontinues on définira :

la moyenne : $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} x_i$

la variance : $\sigma^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2$

l'écart-type : $\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2}$

5 - Etude des rapports - Corrélations.

a)- Rapport H/L dans les six espèces.

J'ai mesuré la hauteur et la largeur des graines de E.maculata (effectif : n = 61 graines); E.humifusa (n = 38); E.serpens (n = 83) ; E.chamaesyce (n = 61) ; E.polygonifolia (n = 53) ; E.peplis (n = 24).

fig. 71 Les divisions oculaires pourront être prises égales à 0,062 mm. Le report des valeurs des hauteurs et des largeurs conduit à la formation d'un nuage de points caractérisant une espèce donnée. Pour chaque nuage il n'apparaît pas, en première

approximation de corrélation puisque la surface couverte ne tend pas vers une droite , les points sont dispersés. Par contre, l'ensemble des six nuages laisse prévoir une corrélation par suite de l'alignement.

fig. 67 tabl.XXIII — Le tableau XXIII, fig. 67, donne, pour chaque espèce, l'aire couverte par le nuage de points, ainsi que la valeur moyenne du rapport.

b)- Etude graphique des rapports : détermination des droites de régression.

- Etude préalable.

fig. 72 — J'ai porté sur le graphique de la figure 72 la valeur moyenne du rapport H/L obtenu en faisant le rapport de la moyenne des hauteurs à la moyenne des largeurs. J'ai donc une valeur $H/L = a$ (en première approximation), ou encore $H = a.L$ qui est l'équation d'une droite dont la pente est $a$. En réalité, la droite ne passe pas nécessairement par l'origine. Son équation est donc :

$$H = a.L + b$$

soit $$\frac{H}{L} = a + \frac{b}{L}$$

Dans l'établissement de ce graphique, en traçant la pente $a$ à partir de la valeur moyenne, je suppose que la droite passe implicitement par l'origine et je fais ainsi abstraction de ce coefficient $\frac{b}{L}$ . Ce graphique montre mieux la corrélation entre les six espèces, puisque les six graphes sont presque alignés. Il montre également que, des trois rapports H/L ; H/ép. ; ép./L, c'est le rapport H/L qui retient l'attention.

- Droites de régression (de H par rapport à L et de L par rapport à H).

Pour les déterminer on emploiera la méthode des moyennes discontinues. On obtiendra respectivement pour la droite de régression de H par rapport à L :

$$H = 1,3\ L + 1,6$$

L par rapport à H :

$$L = 0,74\ H = 1,24$$

Dans ces conditions, le coefficient de corrélation sera :

$$r = \sqrt{1,3 \cdot 0,74}$$

$$\boxed{r = 0,981}$$

On sait que dans le cas de corrélation parfaite r = 1. On voit donc que la corrélation entre les six nuages de points est bonne. Par contre, les coefficients de corrélation sont loin d'être toujours aussi bons.

| Coefficient de corrélation: r. | maculata | humifusa | serpens | Chamaesyce | polygonifolia | peplis |
|---|---|---|---|---|---|---|
| H/l | 0,69 | 0,57 | 0,70 | 0,90 | 0,96 | 0,93 |
| H/ép. | 0,82 | 0,79 | 0,70 | 0,74 | 0,81 | 0,89 |
| ép./l | 0,79 | 0,45 | 0,92 | 0,90 | 0,79 | 0,93 |

On remarquera toutefois quelques coefficients de corrélation :

Chez E.maculata et E.humifusa, c'est le rapport H/ép. qui est à retenir.
Chez E.serpens on retiendra le rapport ép./L.
Chez E.chamaesyce sont à retenir les rapports H/L et ép./L.
Il en est de même pour E.peplis.
Chez E.polygonifolia on retiendra les rapports H/L et H/ép.
On remarquera la faible corrélation entre l'épaisseur de la graine et sa largeur chez E.humifusa.

- Conclusion.

fig. 70 tabl.XXV

Toutes les données numériques et statistiques sont groupées dans le tableau d'ensemble de la figure 70.

6 - Application : étude critique d'un lot de graines

a)- Euphorbia maculata venant de Naples :

Les graines, petites, roses, montrent 3 à 5 sillons sur la face ventrale. Ces sillons sont parallèles, peu profonds.

Mesures du rapport H/1 pour 60 graines

| Rapports | 13/11 | 14/11 | 15/10 | 15/11 | 14/10 |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeur du rapport | 1,18 | 1,27 | 1,30 | 1,36 | 1,40 |
| Nombre de graines | 2 | 15 | 13 | 4 | 25 |
| % | 3,33 | 25,00 | 21,66 | 6,66 | 41,66 |

Résultats : Aire couverte : Hauteur 12 - 16 ; Largeur 9 - 13

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux que l'on trouve pour E.maculata normal.

b)- Euphorbia chamaesyce venant de Palerme.

fig. 73 Les graines, plus grosses que les précédentes, sont très ridées.

Mesures du rapport H/1 pour 45 graines

| Rapports | 20/15 | 21/15 | 20/14 | 22/15 | 21/14 |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeur du rapport | 1,33 | 1,40 | 1,42 | 1,46 | 1,50 |
| Nombre de graines | 6 | 25 | 7 | 4 | 3 |
| % | 13,33 | 55,55 | 15,55 | 8,88 | 6,66 |

Résultats : Aire couverte : Hauteur : 19 - 23 ; Largeur : 13 - 17

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux que l'on trouve pour E.chamesyce normal.

c)-"Euphorbia maculata" venant de Gênes.

Fig. 73 A l'examen du contenu de la pochette on distingue immédiatement deux populations distinctes de graines :

1°)- de petites graines roses, à 3-5 sillons transversaux et parallèles sur la face ventrale. Je nommerai provisoirement ces graines "E.maculata, Gênes I".

2°)- des graines beaucoup plus grosses, très ridées, que je nommerai provisoirement : "E.maculata, Gênes II".

L'étude des diagrammes montre sans erreur possible que l' "E.maculata, Gênes I", est bien E.maculata- (aire couverte : Hauteur : 12 - 16 ; Largeur : 9 - 12). Par contre "E.maculata, Gênes II" correspond à E.chamaesyce (aire couverte : Hauteur :
fig. 73 19 - 23 ; largeur : 13 - 17). On peut voir sur le diagramme de la figure 73, l'aire de E.maculata, en hachures.

Il y avait donc dans ce sachet de graines un mélange de deux espèces que l'oeil distinguait déjà mais que les mesures permettent d'identifier plus sûrement.

d)- "Euphorbia peplis" venant de Liège.

Les graines sont brun foncé, lisses, avec un raphé de teinte noire.

Mesures du rapport H/l pour 39 graines

| Rapports | 18/14 | 17/13 | 20/15 | 19/14 | 18/13 | 19/13 | 20/12 | 24/14 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Valeur de rapport | 1,28 | 1,30 | 1,33 | 1,35 | 1,38 | 1,46 | 1,66 | 1,71 |
| Nombre de graines | 3 | 2 | 1 | 9 | 15 | 7 | 1 | 1 |
| % | 7,69 | 5,12 | 2,56 | 23,07 | 38,46 | 17,94 | 2,56 | 2,56 |

Résultats : Aire couverte : Hauteur : 16 - 23 ; Largeur : 11 - 15.

L'examen immédiat montre sans erreur possible qu'il ne peut être question de E.peplis (dont l'aire se situe : Hauteur : 16 - 23 ; Largeur : 11 - 15).

Par contre, elle est tout à fait comparable à celle d'E.humifusa dont l'aire est : Hauteur : 16 - 20 ; Largeur : 11 - 14.

e)- Cas de l'E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey.

Cette Euphorbe mal définie, dont les flores de COSTE et de FOURNIER ne parlent pas, mais qui existe sous cette dénomination dans l'herbier du Muséum de Paris et dans l'herbier COSSON, a été étudiée à nouveau par P. JOVET en 1950. L'auteur montre à quel point les botanistes sont partagés au sujet de cette plante :

Pour C. GUINET (1936), cette Euphorbe s'appelle : "E.pseudo-chamaesyce" Fisch. et Mey. (se référant à Ed. BONNET, 1883). Mais plus loin, il parle d'E.humifusa Willd. en synonymie avec E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey.

Il est également curieux de voir les hésitations au sujet d'une Euphorbe récoltée en Crimée et conservée au Muséum de Paris que l'on a appelée E.chamaesyce L. sur l'étiquette originale puis corrigé en E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey., puis en E.humifusa Willd., pour finalement être reconnue par P. JOVET comme E.chamaesyce L.

Les Euphorbes récoltées en 1849 dans le jardin botanique du Muséum de Paris et qui sont conservées dans l'herbier COSSON sont toutes nommées "E.pseudo-chamaesyce" Fisch. et Mey. Pour P. JOVET, ce sont des E.maculata L. et il a corrigé les étiquettes dans ce sens.

Il était intéressant de voir si les mesures biométriques permettraient de trancher la question. J'ai mesuré 28 graines d'Euphorbia pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey., Fl. Call. et Germ., exsicc. de G. BILLOT, n° 2736 du 15 au 20 août 1859 par Th. DELACOUR et B. VERLOT.

Mesures du rapport H/l

| Rapports | $\frac{14}{11}$ | $\frac{13}{10}$ | $\frac{15}{11}$ | $\frac{14}{10}$ | $\frac{15}{10}$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Valeur du rapport | 1,27 | 1,30 | 1,36 | 1,40 | 1,50 |
| Nombre de graines | 1 | 2 | 3 | 16 | 6 |
| % | 3,57 | 7,14 | 10,71 | 57,14 | 21,42 |

Résultats : Aire couverte : Hauteur : 12 - 16 + Largeur : 9 - 12

Cela vient confirmer l'opinion de P. JOVET : "Euphorbia pseudo-chamaesyce" est bien Euphorbia maculata L. Il resterait encore à voir le type d'E.pseudo-chamaesyce, s'il existe !

D - MORPHOLOGIE ET BIOMETRIE DE LA GRAINE des EUPHORBES DE LA SECTION ANISOPHYLLUM.

1 - Euphorbia maculata.

La teinte générale est rose, mais la graine a un aspect blanchâtre dû au revêtement dont elle est pourvue. Sous la loupe, ce revêtement a l'aspect de petites coupes à peine déprimées, placées les unes à côté des autres. L'ensemble présente de ce fait un aspect rugueux qui accroche la lumière et que les auteurs ont remar-

qué. Comme on pourra le voir pour d'autres espèces, ce revêtement peut être déchiré par endroits, laissant voir l'épiderme sous-jacent. Il faut voir là, sans doute, l'origine des contradictions concernant la couleur des graines, la même graine pouvant être foncée ou claire suivant qu'elle possède ou non son revêtement. Il ne m'a pas été possible, jusqu'à présent, de savoir si c'est une arille ou une arillode[1].

fig. 67 fig. 66 L'examen du tableau XXIII montre que le rapport H/L = 1,31. Reportons-nous à la figure 66. Cette valeur 1,31 est comprise entre 1,2 (rapport : 6/5 désigné par "late-ovatus") et 1,5 (rapport 3/2, désigné par "ovatus").

Face ventrale : Dans ces conditions, la graine, dans son rapport hauteur/largeur, sera désignée par : late-ovatus à ovatus, indiquant ainsi qu'elle est comprise entre ces deux limites. Je souligne late-ovatus pour marquer que le rapport est plus près de cette valeur limite.

Profil : Le rapport hauteur/épaisseur = 1,41, est compris entre 1,2 (rapport 6/5 désigné par late-ovatus) et 1,5 (rapport 3/2 désigné par ovatus) comme dans le rapport précédent.

La graine sera donc désignée, dans son rapport hauteur/épaisseur:late-ovatus à ovatus. Je souligne ovatus pour marquer que le rapport est plus près de cette valeur limite.

En fait, ces deux rapports : H/L et H/ép. sont à peu près semblables, c'est-à-dire que la graine est un peu plus épaisse que large. L'image dans les deux cas est
ig. 66 celle d'un ovale correspondant à la figure n° 40 de TAXON. On dit : "S.A. 40"[2].

Dessus : Le rapport épaisseur/largeur = 0,92. La graine est "latissime-angulato-ovatus comprise entre S.A. 59 et S.A. 60.

(la désignation : "ovale" ou "obovale" dépend de l'orientation que l'on

---

(1)- Selon PLANCHON (1845, p.284).

"L'arille véritable, tégument accessoire de l'ovule, se développe autour du hile à la manière des téguments propres, et recouvre l'exostome ou doit le recouvrir, si on le suppose étendu sur la surface entière de l'ovule.

L'arille faux de l'Evonymus et d'autres plantes (arillode), dilatation en expansion des bords de l'exostome, se réfléchit souvent autour de cette ouverture, mais la laisse toujours à découvert."

(2)- S.A. 40 : "Systemacis Association", fig. n° 40, référence au tableau de TAXON, loc. cit.

donne à la graine).

En résumé :

La graine, en vue ventrale est late-ovatus à ovatus
en vue de profil : late-ovatus à ovatus
vue de dessus : latissime angulato-ovatus

Le sommet est peu marqué et dépourvu de caroncule. La base est arrondie, à peine aplatie. La face ventrale présente deux faces légèrement incurvées, pratiquement planes. Elle montre 3 à 5 sillons parallèles très peu marqués. La ligne de suture entre les deux faces, ou raphé, est rose vif (dépourvue de revêtement à cet endroit). La face dorsale présente une carène bien formée à bords légèrement émoussés. Les deux faces dorsales présentent de petites dépressions plus ou moins alignées formant de vagues sillons obliques peu nombreux (nombre variant de 3 à 5). Les arêtes latérales, ligne de raccordement des faces dorsales et ventrales, sont bien formées de sorte que la graine a une section quadrangulaire. La zone hilaire est très peu marquée. Le raphé monte presque jusqu'au sommet de la graine. La zone chalaziale est peu distincte. Le grand axe passe par le sommet de la graine.

Mesures et constantes biométriques :

Largeur :
moyenne : 0,680 ± 3 (0,035)
limite inférieure : 0,575 mm
limite supérieure : 0,785 mm

Epaisseur :
moyenne : 0,631 ± 3 (0,036)
limite inférieure : 0,523 mm
limite supérieure : 0,739 mm

H/l = 1,31
H/ép. = 1,41
ép./l = 0,92

Hauteur :
moyenne : 0,893 ± 3 (0,039)
limite inférieure : 0,776 mm
limite supérieure : 1,010 mm

Coefficient de corrélation :

H/l = 0,69
H/ép. = 0,82
ép./l = 0,79

variance :

largeur : 0,00124
épaisseur : 0,00136
hauteur : 0,00157

écart-type :

largeur : 0,035
épaisseur : 0,036
hauteur : 0,039

Critique des données des auteurs :

Les mesures sont trop élevées. Elles donnent, en général, comme limite inférieure ce qui est la limite supérieure. Quant à la mesure donnée par FOURNIER, il s'agit manifestement d'une erreur typographique : il faut donc corriger, p. 266 au lieu de : "graines longues de 8 mm" lire : 0,8 mm.

2 - Euphorbia humifusa.

La graine est brune, marron foncé. Le revêtement blanchâtre n'est pas très recouvrant et laisse voir l'épiderme. Le raphé est une ligne noire caractéristique.

Forme :

| | | |
|---|---|---|
| Face ventrale | H/L = 1,50 (S.A. 39) | : ovale |
| Profil | H/ép. = 1,44 (S.A. 40) | : largement ovale |
| Dessus | ép./L = 1,03 (S.A. 59) | : très largement ovale-anguleux |

Le sommet, peu marqué est dépourvu de caroncule. La base est subtronquée. La face ventrale séparée en deux parties par le raphé montre deux faces planes lisses. La face dorsale a une carène bien formée à bords lisses. La surface des faces dorsales est lisse, légèrement bombée, ce qui donne à la graine un aspect légèrement globuleux, dorsalement. Les arêtes latérales, bien marquées, donnent à la graine une section quadrangulaire. La zone hilaire est peu marquée. Sa hauteur est environ le 1/5 de celle du raphé. La zone chalaziale est peu distincte. Le grand axe passe par le sommet de la graine.

Mesures et constantes biométriques :

Largeur :

moyenne : 0,758 mm $\pm$ 3 (0,020)
limite inférieure : 0,698 mm
limite supérieure : 0,818 mm

Epaisseur :

moyenne : 0,777 ± 3 (0,042)

limite inférieure : 0,651 mm

limite supérieure : 0,903 mm

Hauteur :

moyenne : 1,137 mm ± 3 (0,035)

limite inférieure : 1,032 mm

limite supérieure : 1,242 mm

H/L = 1,50

H/ép. = 1,44

ép./L = 1,03

Coefficient de corrélation :

H/L = 0,57

H/ép. = 0,79

ép./L = 0,45

variance :

largeur : 0,00043

épaisseur : 0,00177

hauteur : 0,00125

écart-type :

largeur : 0,020

épaisseur : 0,042

hauteur : 0,035

Critique des données des auteurs :

Les chiffres cités ne concernent qu'une dimension, laquelle n'est pas précisée. De toutes façons, les chiffres donnés par FOURNIER et CHOPINET sont trop forts. La limite supérieure est 1,2 mm pour la hauteur ; elle n'atteint jamais 2 mm !

HERMANN donne des chiffres sans préciser à quelle dimension il se réfère.

3 - Euphorbia serpens.

La graine est blanchâtre à cause du revêtement, mais l'épiderme sous-jacent est rouge brun.

Forme :

Face ventrale H/L = 1,36 (S.A. 40) : late-ovatus à ovatus

Profil H/ép. = 1,36 (S.A. 40) : late-ovatus à ovatus

Dessus ép./L = 1,03 (S.A. 59) : late-angulato-ovatus

Le sommet est très peu marqué et dépourvu de caroncule. La base est subtronquée et légèrement diminuée sur l'arête dorsale. Le raphé est peu visible, caché par le revêtement blanchâtre. Les deux surfaces constituant la face ventrale se trouvent creusées par suite de la surélévation de l'arête ventrale très proéminente. On y trouve quelques rares sillons très peu marqués, à peine esquissés. Les faces dorsales sont planes, les arêtes latérales peu marquées et arrondies. La section est donc quadrangulaire mais peu marquée. La zone hilaire est assez grande, sa hauteur étant environ égale à 1/2 H. La zone chalaziale est peu distincte. Le grand axe passe par le sommet de la graine.

Constantes biométriques :

Largeur :

moyenne : 0,844 mm ± 3 (0,029)
limite inférieure : 0,757 mm
limite supérieure : 0,931 mm

Epaisseur :

moyenne : 0,846 mm ± 3 (0,033)
limite inférieure : 0,747 mm
limite supérieure : 0,931 mm

H/L = 1,36
H/ép. = 1,36
ép./L = 1,03

Hauteur :

moyenne : 1,153 mm ± 3 (0,047)
limite inférieure : 1,012 mm
limite supérieure : 1,294 mm

Coefficient de corrélation :

H/L = 0,70
H/ép. = 0,70
ép./L = 0,92

variance :

largeur : 0,00089
épaisseur : 0,00115
hauteur : 0,00221

écart-type :

largeur : 0,029
épaisseur : 0,033
hauteur : 0,047

Critique des données des auteurs :

Les mesures sont correctes pour la hauteur, mais les autres dimensions ? Seul, FERNALD indique une épaisseur de 0,5 mm, trop faible.

4 - Euphorbia chamaesyce.

Forme :

Face ventrale : H/L = 1,38 (S.A. 40) : late-ovatus à ovatus[1]
Profil : H/ép. = 1,38 (S.A. 40) : late-ovatus à ovatus
Dessus : ép./L = 1,00 (S.A. 59) : late-latissime angulato-ovatus

La description que donne VINDT est excellente et doit être conservée. Les graines que j'ai observées étaient roses avec un raphé rouge éteint. Il apparaît donc que la couleur de ces graines est très variable. Le grand axe ne passe pas par le sommet de la graine. Sur la vue de profil, on voit une inflexion de l'arête latérale aux 2/3 de sa hauteur à partir de la base. E.chamaesyce présente de nombreuses variétés (ou espèces ?) que je n'ai pas étudiées. D'autre part, l'examen des exsiccata montre, en herbier, que la plus grande confusion règne dans la détermination de ces plantes. Pour toutes ces raisons, une étude plus approfondie de cette espèce est nécessaire.

Constantes biométriques :

Largeur :
moyenne : 0,946 mm ± 3 (0,033)
limite inférieure : 0,847 mm
limite supérieure : 1,045 mm

Epaisseur :
moyenne : 0,951 mm ± 3 (0,030)
limite inférieure : 0,861 mm
limite supérieure : 1,041 mm

H/L = 1,38
H/ép. = 1,38
ép./L = 1,00

Hauteur :
moyenne : 1,316 mm ± 3 (0,029)
limite inférieure : 1,229 mm
limite supérieure : 1,403 mm

(1)- Les rapports H/L sont compris entre 1,25 et 1,57. (1,2 à 2 selon VINDT).

Coefficient de corrélation :

H/L = 0,90

H/ép. = 0,74

ép./L = 0,90

variance :

largeur : 0,00113

épaisseur : 0,00095

hauteur : 0,00088

écart-type :

largeur : 0,033

épaisseur : 0,030

hauteur : 0,029

Critique des données des auteurs :

Seul, VINDT donne des mesures complètes :

H : (1) - 1,2 - 1,5 ; l : 0,6 - 1 ; épaisseur : 0,7 - 1

Ces valeurs sont exactes. Toutefois le rapport H/L donné : 1,2 à 2 est trop fort dans sa limite supérieure. Il ne devrait pas dépasser 1,6.

Les chiffres donnés par FOURNIER et CHOPINET ne sont certainement pas des mesures mais indiquent seulement un ordre de grandeur. Ils sont encore une fois incomplets parce qu'ils ne concernent qu'une dimension.

5 - Euphorbia polygonifolia.

Les graines sont de couleur gris clair et de grandes dimensions relativement aux quatre espèces précitées. Leur surface est parfaitement lisse.

Forme :

Face ventrale : H/L = 1,30 (S.A. 40) : late-ovatus à ovatus

Profil : H/ép. = 1,78 (S.A. 38) : ovatus

Dessus : ép./L = 0,73 (S.A. 51-52) : latissime-ovatus à dépresse-ovatus

Le sommet est légèrement pointu. La base arrondie est à peine aplanie. La face ventrale, arrondie dans le sens transversal, est plane dans le sens vertical correspondant au raphé. Elle ne présente pas d'arête latérale. La face dorsale est très bombée, ovale, parfaitement lisse, ne présentant pas d'arête dorsale. En conséquen-

ce, la section sera donc ovale, entrant dans la série elliptique de Taxon.

La zone hilaire est assez petite. Sa plus grande dimension représente le 1/5 de la hauteur de la graine. La zone chalaziale est peu distincte. Le grand axe passe très près du sommet de la graine.

Constantes biométriques :

Largeur :

moyenne : 1,805 mm ± 3 (0,070)
limite inférieure : 1,595 mm
limite supérieure : 2,015 mm

Epaisseur :

moyenne : 1,326 mm ± 3 (0,054)
limite inférieure : 1,164 mm
limite supérieure : 1,488 mm

H/L = 1,30
H/ép. = 1,78
ép./L = 0,73

Hauteur :

moyenne : 2,371 mm ± 3 (0,103)
limite inférieure : 2,062 mm
limite supérieure : 2,680 mm

Coefficient de corrélation :

H/L : 0,96
H/ép. : 0,81
ép./L : 0,79

variance :

largeur : 0,00502
épaisseur : 0,00295
hauteur : 0,01072

écart-type :

largeur : 0,070
épaisseur : 0,054
hauteur : 0,103

Critique des données des auteurs :

Les mesures, très incomplètes, sont cependant bonnes.

6 - Euphorbia peplis.

La graine est la plus grosse des six espèces étudiées. Elle est de couleur grise uniforme, le raphé est également de couleur grise.

Forme :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Face ventrale | : H/L | = | 1,40 (S.A. 40) | : late-ovatus à ovatus. |
| Profil | : H/ép. | = | 1,15 (S.A. 41) | : late-ovatus à latissime-ovatus |
| Dessus | : ép./L | = | 0,96 (S.A. 51) | : latissime-ovatus |

Le sommet est ovale-pointu, la base subtronquée arrondie. La face ventrale est uniformément arrondie, les deux faces qui la constituent étant à peine concaves. La face dorsale est très arrondie, "dodue" ("plump", que GLEASON emploie déjà pour la graine de E.polygonifolia). Il n'y a ni arête latérale ni arête dorsale, de sorte que la section est du groupe ovale elliptique selon la classification de Taxon. La zone hilaire est dépourvue de caroncule et a une forme circulaire. Sa hauteur est environ le 1/3 de la hauteur totale de la graine. La zone chalaziale est peu marquée. Le sommet de la graine est légèrement en dehors du grand axe.

Constantes biométriques :

Largeur :

moyenne : 2,150 mm ± 3 (0,071)
limite inférieure : 1,937 mm
limite supérieure : 2,363 mm

Epaisseur :

moyenne : 2,077 mm ± 3 (0,111)
limite inférieure : 1,744 mm
limite supérieure : 2,410 mm

H/L = 1,40
H/ép. = 1,15
ép./L = 0,96

Hauteur :

moyenne : 3,018 mm ± 3 (0,081)
limite inférieure : 2,775 mm
limite supérieure : 3,261 mm

Coefficient de corrélation :

H/L = 0,93
H/ép. = 0,89
ép./L = 0,93

variance :

largeur : : 0,0517

épaisseur : 0,01242

hauteur : 0,00666

écart-type :

largeur : 0,071

épaisseur : 0,111

hauteur : 0,081

Critique des données des auteurs :

Les mesures données par VINDT sont confirmées. Les mesures des autres auteurs ne peuvent pas être prises en considération car aucune précision n'est donnée.

E - CONCLUSIONS ET DÉDUCTIONS.

La graine des Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum présente, du point de vue morphologique, une grande homogénéité.

Elle est caractérisée par l'absence de caroncule, excroissance charnue que l'on trouve chez la plupart des autres Euphorbes, au sommet de leur graine. De plus, ces graines sont très petites, à l'exception de celles d'E.polygonifolia et E.peplis qui sont beaucoup plus grosses relativement.

L'étude statistique a révélé que, pour chaque espèce, il existe un grand nombre de rapports H/L, H/ép., ép./L, qui se traduisent sur un graphique par un nuage de points très étalé. Le coefficient de corrélation montre qu'il n'est pas possible de tracer la droite correspondante en coordonnées logarithmiques et de calculer sa pente. Par contre, et ceci est très remarquable, les centres de gravité des six nuages sont alignés. Le coefficient de corrélation (0,981) est très proche de 1 ce qui traduit une homogénéité dans le groupe. Il est possible d'imaginer que cette remarque est d'ordre général et qu'en étudiant d'autres Euphorbes du même groupe, mais poussant en Amérique ou en Asie, on pourrait peut-être combler l'espace entre E.chamaesyce et E.polygonifolia et même aller au-delà d'E.peplis.

On peut toutefois remarquer qu'E.polygonifolia présente des anomalies en ce qui concerne son épaisseur qui ne suit pas la règle générale. En effet, les auteurs ont tous signalé son caractère aplati, comprimé. Enfin, au cours de cette étude, j'ai pu montrer que l'on peut, à l'aide des statistiques seules, résoudre certains problèmes de systématique.

## SYNOPSIS DES CARACTERES ANALYTIQUES PERMETTANT LA DETERMINATION DES EUPHORBES PROSTREES

### COULEUR DES GLANDES (sur le frais)

| | | |
|---|---|---|
| . rouge | . rouge vif | E.serpens |
| | . rouge foncé | E.chamaesyce |
| | . rouge grenat | E.peplis |
| . vert | . vert clair | E.polygonifolia |
| | | E.humifusa |
| | | E.maculata |
| | | E.jovetii |

### COULEUR DES APPENDICES (sur le frais)

| | |
|---|---|
| . pas d'appendices | E.polygonifolia |
| . appendices blancs | E.serpens |
| . appendices roses (blancs ± nuancés de rose) | E.jovetii |
| | E.chamaesyce |
| | E.humifusa |
| . appendices rose vif | E.peplis |
| | E.maculata |

### MORPHOLOGIE ET COULEUR DES CAPSULES (sur le frais)

A - Poils.

| | |
|---|---|
| . Capsules glabres | E.polygonifolia |
| | E.peplis |
| | E.serpens |
| | E.humifusa |
| . Capsules poilues | E.maculata |
| | E.jovetii |
| . Capsules partiellement poilues ou totalement glabres | E.chamaesyce |

B - Dimensions.

++ Capsules supérieures à 3 mm de hauteur.

H : 3,8 ; L : 3,8 — E.polygonifolia
(3 selon FOURNIER)

H : 4,6 ; L : 4,6 — E.peplis
(4-5 selon FOURNIER)

++ Capsules inférieures à 2 mm de hauteur.

H : 1,5 ; L : 1,5 — E.maculata
(FOURNIER : ?) — E.jovetii

H : 1,5 ; L : 1,9 — E.humifusa
(1,5 à 2 selon FOURNIER)

H : 1,4 ; L : 1,5 — E.serpens
(1,5 à 2 selon FOURNIER)

H : 0,6 ; L : 0,6 — E.chamaesyce
(FOURNIER : ?)

C - Couleur.

| | | |
|---|---|---|
| verte | | E.polygonifolia |
| | vert clair | E.serpens<br>E.maculata (1) |
| | vert foncé | E.humifusa<br>E.jovetii (2) |
| rose | | E.maculata (1) |
| | rose à rouge | E.jovetii (2)<br>E.chamaesyce |
| rouge foncé | | E.peplis |

(1)- La capsule peut varier du vert clair au rose.

(2)- La capsule peut varier du vert foncé au rouge vif.

## MORPHOLOGIE ET COULEUR DES GRAINES

++ Graines ayant moins de 1,5 mm de hauteur

• Surface lisse

= graines brunes, raphé noir.

1-1,2 ; 0,6-0,8 ; 0,6-0,9 mm — E.humifusa

= graines rouge brique, raphé à peine visible, recouvertes d'un revêtement blanchâtre, quelques rares sillons à peine ébauchés sur la face ventrale.

1-1,2 ; 0,7-0,9 ; 0,7-0,9 mm — E.serpens

• Surface ridée

= 3-5 sillons parallèles sur la face ventrale, raphé rose vif, Surface alvéolée, graine rose.

0,7-1 ; 0,5-0,7 ; 0,5-0,7 mm — E.maculata
E.jovetii

= rugosités transversales plus ou moins anastomosées. Aspect ridé, bosselé.

1,2-1,4 ; 0,8-1 ; 0,8-1 mm — E.chamaesyce

++ Graines ayant plus de 1,5 mm de hauteur

Graines lisses

= late-ovatus à ovatus (face ventrale)
vue de profil : ovatus
vue de dessus : latissime-ovatus à depresse-ovatus

2-2,6 ; 1,5-2 ; 1,1-1,4 mm — E.polygonifolia

= late-ovatus à ovatus (face ventrale)
vue de profil : late-ovatus à latissime-ovatus
vue de dessus : latissime-ovatus

2,7-3,2 ; 1,9-2,3 ; 1,7-2,4 mm — E.peplis

*
* *

# Q U A T R I E M E  P A R T I E

## INTRODUCTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES EUPHORBES PROSTRÉES.

## PREMIERS RELEVÉS FLORISTIQUES ET ÉDAPHIQUES.

—oOo—

Jusqu'à une date relativement récente, les seules Euphorbes prostrées de la flore française étaient représentées par E.peplis L. et E.chamaesyce L. La première pousse sur les dunes atlantiques et au bord de la Méditerranée, la seconde dans les champs dans le Midi de la France et dans quelques jardins botaniques où elle s'est acclimatée.

Depuis quelques années, la présence d'espèces exotiques d'Euphorbes prostrées est signalée un peu partout en France et en Europe, mais leur caractère de plantes pionnières en fait toujours une rareté et une curiosité botaniques. A l'occasion de la découverte d'une nouvelle localité, les auteurs donnent en général quelques indications brèves sur la nature du substrat : "sols arénacés", ou de portée plus générale : "remonte le long des fleuves" (HEGI, 1925). D'autres auteurs signalent seulement leur présence : C. GUINET (1935), P. FOURNIER (1936), P. JOVET (1949 et 1950).

> R. CHOPINET (1950) pense que "l'historique de leur introduction est difficile à établir d'une façon précise par suite du manque de documents initiaux, certaines espèces ayant été parfois confondues avec notre E.chamaesyce L., d'autres ayant passé pendant longtemps inaperçues. Il semble cependant que ce soit l'E.humifusa Willd. qui, le premier, ait été signalé en Corse en 1846, sous le nom d'E.polygonisperma Gr. et Godr. Nous voyons apparaître ensuite vers le milieu du siècle dernier (1849 ?) dans les cultures du Muséum d'histoire naturelle de Paris, les E.humifusa Willd. et E.maculata L. (espèces alors confondues et signalées sous le nom d'E.pseudo-chamaesyce F. et M.). Ces deux espèces se répandirent ensuite dans les diverses régions françaises, l'E.humifusa Willd. manifestant une tendance plus méridionale que l'E.maculata L. ...".

CHOPINET réunit ensuite toutes les données éparses sur les conditions où poussent ces Euphorbes et il essaie de préciser, quand celà lui est possible, les circonstances particulières de leur écologie ; il publie pour la première fois la clé de détermination la plus complète sur les Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum en France.

En 1964, GEHU décrit les grèves à E.peplis L. dans le Nord-Ouest français du point de vue de leur écologie et de leur phytosociologie. Il donne ainsi la première étude détaillée des conditions écologiques propres à cette espèce.

A part cette dernière, les Euphorbes prostrées sont restées méconnues et leur écologie reste à faire. Aussi ai-je tenté, dans ce travail préliminaire, de présenter, non pas une étude écologique exhaustive, mais les premiers relevés floristiques accompagnés, quand les circonstances locales le permettent, des renseignements sur les conditions édaphiques. J'ai étudié plus particulièrement E.maculata, E.serpens, E.jovetii, qui poussent en abondance, localement, au Pays Basque. C'est en effet à l'embouchure de l'Adour, et plus particulièrement sur le territoire des anciennes forges, que l'on rencontre le plus grand nombre de ces Euphorbes. Elles poussent sur une aire suffisamment vaste à cet endroit pour que l'on puisse étudier les groupements qu'elles forment avec les plantes compagnes. Ailleurs, les conditions très particulières de leur écologie : allées piétinées des jardins botaniques, fentes dans les pierres tombales, ne permettent guère de tirer des conclusions quant à leurs conditions stationnelles. Je donnerai aussi les premières indications recueillies au Pays Basque sur E.peplis et E.polygonifolia. Enfin une visite au jardin Kahn m'a permis de faire quelques relevés de plantes croissant en compagnie d'E.humifusa.

*

* *

# C H A P I T R E  I

## EUPHORBIA MACULATA L.

Comme nous le verrons, il ne saurait être question de définir une aire de distribution, car la plante a été introduite et ne s'échappe guère du lieu de son introduction. Il est vraisemblable qu'elle s'est répandue grâce aux échanges de graines.

Il est difficile de savoir à quel endroit E.maculata a été vue pour la première fois. HEGI (1925) la signale en ALLEMAGNE en divers endroits : en Pays de Bade à Rheinweiller (1877), autour de Karlsruhe (1905), Strasbourg (1906), Ludwigshafen (1913) ; en Rhénanie, à Aix-la-Chapelle (1897), à Berlin depuis 1857, à Iena "vraisemblablement introduit avec Vaccinium macrocarpum" ; en AUTRICHE : à Prague, à Vienne, au Tyrol, à Innsbrück (1912), etc ... ; en SUISSE au sud, dans le Tessin, à Lugano (depuis 1885), Locarno-Muralto (1903-1906), Berne (1906), Zürich (depuis 1886) etc ... ; en ITALIE : sur les bords du lac Majeur (G. SAMUELSON, 1922).

En FRANCE il faut attendre 1936 (P. FOURNIER) pour voir E.maculata mentionnée dans une flore française. Cependant l'examen d'herbiers ou divers renseignements montrent que la plante y est connue depuis longtemps : à Bordeaux, dans les allées du jardin botanique où "elle est naturalisée depuis longtemps (15 septembre 1913, dans l'herbier BOUCHON, Sté Frse exs. Ch. DUFFOUR, 1049)". Elle y existe toujours et je la récolte d'année en année depuis 1963. A Nantes, M. GLOTIN, Ingénieur-chef des jardins de la ville l'a observée dans les plantes-bandes du jardin botanique dès 1925. Il est probable qu'elle y était bien avant son arrivée.

Il semble bien que l'E.maculata ait été introduite en Europe vers le milieu du siècle dernier et, comme le dit FOURNIER (1936), "elle tend à se répandre".

Avant de tenter de faire une synthèse écologique concernant cette espèce, je donnerai les relevés floristiques par localité et, quand cela sera possible, les conditions édaphiques observées.

## I - RELEVÉS FLORISTIQUES PAR LOCALITÉS ET STATIONS.

E.maculata pousse dans les jardins botaniques et dans les cimetières.

A - Paris (1964) :

E.maculata n'est pas rare au Muséum national d'histoire naturelle. Je l'ai observée dans plusieurs stations :

1 - Sur la "dune" du jardin botanique du Muséum (relevé fait le 12 août 1964, avec P. JOVET).

E.maculata pousse en compagnie de :

Corrigiola litoralis L.
Tamarix gallica L.
(= T.anglica Webb.)
Carex arenaria L.
Echinophora spinosa L.
Calystegia soldanella (L.) R.Br.
Linaria supina (L.) Chazelles
Tetragonolobus maritimus (L.) Roth.
Scilla autumnalis L.
Linum maritimum L.
Raphanus maritimus Smith.
Limonium vulgare Mill.
Herniaria hirsuta L.

2 - Esplanade, Rue Cuvier, devant le laboratoire de physique du Muséum (relevé fait le 18 août 1964 , avec P. JOVET).

Le terrain est une cour entourée de troënes et recouverte de gravillons. E.maculata pousse en colonie dense ; dans un carré de 70 cm de côté, on a pu compter 18 pieds dont certains mesuraient 10 cm de diamètre. Deux ou trois Euphorbes présentaient une couleur vert foncé, les autres, c'est-à-dire la majorité, étaient rouge sombre. Sur ce terrain nettoyé fréquemment on notait peu de plantes accompagnatrices :

Poa annua L. : 1 pied
Senecio vulgaris L. : 1 pied

Portulaca oleracea L. : abondant
Euphorbia peplus L. : rare
Sisymbrium irio L. : rare

3 - Jardin alpin ; plate-bande près de la graineterie et serres à Cactées du jardin mexicain.

Les Euphorbes poussent dans les "bâches" des horticulteurs. Le terreau est humifère, constitué d'un tiers de sable, un tiers d'humus de feuilles, un tiers de bonne terre de jardin. E.maculata occupe les espaces libres entre les pots, jointifs ou espacés. Les surfaces dénudées de quelque importance entre les pots sont occupées par les rosettes isolées qui peuvent devenir oblitérantes au point de recouvrir entièrement les pots. Voilà un exemple où un relevé floristique est impossible à faire car l'Euphorbe occupe seule le sol.

B - OUEST DE LA FRANCE.

Tours (I.-et-L.) (1964 à 1969).

E.maculata existe au jardin botanique de Tours où elle prospère depuis de nombreuses années en compagnie d'E.humifusa. Ces deux plantes cohabitent dans les plates-bandes et allées piétinées, E.maculata préférant les allées et E.humifusa la terre meuble.

Il est intéressant à ce sujet de relire TOURLET (1908), p. 445. Selon cet auteur, deux espèces d'Euphorbes prostrées poussent au jardin botanique de Tours : E.humifusa Willd. et E.thymifolia Boiss. :

> "Les deux plantes précédentes", dit TOURLET, (E.humifusa et E.thymifolia) "très voisines de l'E.chamaesyce, s'en distinguent notamment par les caractères suivants : la première est glabre et ordinairement verte, ses feuilles sont largement oblongues, obtuses, mais suborbiculaires comme dans E.chamaesyce. La seconde est toute pubescente et ordinairement plus ou moins rougeâtre, ses feuilles sont moins larges et pointues au sommet".

Nous retombons certainement dans les hésitations déjà mentionnées au sujet de la détermination des espèces introduites au siècle dernier. A ma connaissance, E.thymifolia n'existe pas en France. Il s'agit sans aucun doute d'E.maculata que l'on trouve encore, à Tours, associée à E.humifusa.

Saumur (M.-et-L.) (1965 à 1970).

E.maculata pousse dans un sarcophage mérovingien du jardin des plantes dans

lequel on a installé une culture de Cactées. Les graines de l'Euphorbe ainsi que celles des Cactées viennent du Muséum de Paris : nous pouvons cette fois, d'une manière certaine, savoir le mode d'introduction de l'Euphorbe. La plante se maintient régulièrement depuis une quinzaine d'années (communication orale du jardinier-chef). Elle s'est échappée depuis dans les allées, mais dans un rayon ne dépassant pas une cinquantaine de mètres. Elle pousse aussi au Clos-Bonnet, sur le coteau qui domine le jardin des plantes, dans les bâches où sont cultivées les plantes ornementales destinées au jardin botanique.

A partir de ces observations, on peut formuler l'hypothèse que l'E.maculata doit se trouver dans tous les jardins desplantes ou plus particulièrement les jardins botaniques où les échanges de graines permettent la dissémination de l'Euphorbe. C'est ainsi que j'ai découvert de nombreuses localités nouvelles :

Nantes (L.-Atl.).

E.maculata pousse au jardin botanique, face à la gare, où, malgré un désherbage intensif, la plante prospère.

Doulon (L.-Atl.).

Les fleurs cultivées au jardin botanique de Nantes proviennent des cultures installées à quelques kilomètres de Nantes, à Doulon. E.maculata est présente dans toutes les bâches.

C - CENTRE DE LA FRANCE.

Limoges (Hte-V.).

La présence d'E.maculata a été signalée par LEMESLE (1950) sur le "Champ de Juillet", vaste esplanade devant la gare. J'ai pu constater que la plante est effectivement là tous les ans. Le jardin botanique de Limoges est installé dans les jardins de l'Evêché entourant la cathédrale. Comme il fallait s'y attendre, E.maculata pousse en abondance, ainsi que sur l'esplanade du Rectorat située en contrebas et recevant les eaux de ruissellement en provenance du jardin de l'Evêché .

S'il n'est pas possible de faire un relevé floristique dans le jardin lui-même parce que, comme dans les autres jardins, les Euphorbes poussent solitaires dans les allées ou dans les plates-bandes, par contre l'esplanade du Rectorat, par suite de l'abandon du terrain à cet endroit, a permis de faire un relevé flo-

ristique. E.maculata pousse en compagnie de plantes rudérales ou nitrophiles comme Digitaria sanguinalis (L.) Scop. , Hypericum perforatum L. , Rubus sp. , Convolvulus arvensis L. , Portulaca oleracea L. etc ...

J'ai donné un schéma qui figure la répartition au sol des plantes compagnes d'
fig. 84 E.maculata ainsi qu'un tableau détaillé du relevé.

Levroux (Indre), 26 août 1970.

Dans le petit cimetière j'ai récolté quatre pieds d'E.maculata, tous groupés levant une tombe. Le reste du cimetière en était totalement dépourvu. Il semble que l'introduction de la plante se soit faite très récemment et en ce point précis.

Issoudun (Indre), 25 août 1970.

Le cimetière est important par ses dimensions. Toute la partie située à gauche par rapport à l'entrée principale est couverte d'E.maculata. La partie à droite de l'allée principale qui est fort large, en est dépourvue. Faut-il conclure que l'Euphorbe a été introduite à gauche du cimetière et que de cet endroit, elle a colonisé le territoire autour d'elle ? L'allée centrale, goudronnée, aurait fait obstacle à sa propagation ?

Elle occupe les endroits dénudés par suite du nettoyage des tombes, et elle couvre le sol au point d'être souvent oblitérante. On la trouve aussi dans les vasques, jardinières et pots de fleurs. Dans ce cas il lui arrive de pousser dressée à la recherche de la lumière. Dans une vasque allongée les Euphorbes recouvraient presque entièrement les Sempervivum sous-jacents au travers desquels elles avaient poussé.

Sur le sol, dans les endroits abandonnés depuis assez longtemps, les Euphorbes poussent en compagnie des plantes suivantes, avec lesquelles elles ont des rapports très vagues en ce sens qu'elles n'acceptent que les espaces laissés libres entre cette végétation éparse, peu dense, au travers de laquelle la lumière passe facilement.

J'ai pu relever, pour l'ensemble du cimetière :

Amaranthus albus L. , Arenaria serpyllifolia L. , Asparagus officinalis L. , Capsella bursa-pastoris (L.) Medic. , Chaenorrhinum minus (L.) Lange , Chenopodium glaucum L. , Chenopodium album L. , Convolvulus arvensis L. , Crepis virens L. , Digitaria sanguinalis (L.) Scop. , Eragrostis pilosa (L.) P.B. , Eragrostis minor

Host , Conyza canadensis (L.) Cronq. , Euphorbia exigua L. , Euphorbia peplus L., var. peploides Gouan , Gallium parisiense L. , Galium uliginosum L. , Heliotropium europeum L. , Heracleum sphondylium L. , Lathyrus latifolius L. , Linaria striata DC. , Kicksia spuria (L.) Dumort. , Cymbalaria muralis Gaertn. Mey., et Schreb. , Medicago lupulina L. , Mercurialis annua L. , Oxalis stricta L. , Papaver rhoeas L. , Reichardia picroides (L.) Roth. (= Picridium vulgare Desf.) , Polygonum aviculare L. , Polygonum persicaria L. , Portulaca oleracea L. , Sagina apetala Ard. , Reseda lutea L. , Poterium sanguisorba L. , Catapodium rigidum (L.) C.E. Hubbard , Sedum acre L. , Sedum spurium Bieb. , Senecio jacobea L. , Senecio vulgaris L. , Setaria viridis L. , Sonchus asper (L.) Hill. , Sonchus oleracea L. , Stellaria media (L.) Vill. , Taraxacum officinale Weber , Trifolium repens L. , Veronica hederaefolia L. , Vulpia ciliata Link. , Wesia (Muscinées).

Parallèlement à cette analyse floristique, une analyse du sol a été effectuée (voir ci-dessous p. 159).

D - SUD-EST DE LA FRANCE.

E.maculata n'est pas rare sur la Côte d'Azur, dans les jardins. P. JOVET l'a récoltée à Antibes, Villa Thuret, le 2 août 1970. Cette plante pousse en compagnie d'Oxalis corniculata L. , Catapodium rigidum (L.) C.E.Hubbard , Amaranthus deflexus L. ; à St-Jean-Cap Ferrat, Villa "Les Cèdres", dans les jardins de M. MARNIER-LAPOSTOLLE, le 3 août 1970. Les Euphorbes prostrées abondent dans les allées parmi les plantes éparses : Amaranthus deflexus L. , Portulaca oleracea L., Cynodon dactylon (L.) Pers. . Ces plantes minutieusement sarclées sont amoncelées en tas énormes.

A Cannes, le 6 août 1970, E.maculata poussait parmi les plantes de parterre et au pourtour dans les jardins entre le Casino et la promenade sur la mer.

E - EN SUISSE.

A Genève, E.maculata est présente dans le Parc de "La Perle du Lac" où elle pousse dans les espaces entre les dallages en schistes lustrés, en compagnie de :

Sagina procumbens L. , Plantago major L. , Poa annua L. , dans les allées poussent des plantules de : Portulaca oleracea L. , Eragrostis minor Host. , Sherardia arvensis L. , Medicago lupulina L. Ces plantules sont écrasées, mutilées. Ce sont d'autre part des formes de lieux secs, recevant un éclairement

maximal. Elles sont accompagnées de quelques Bryacées au travers desquelles pointent quelques pieds de Plantago major L. minuscules et quelques Cynodon dactylon (L.) Pers.

Dans le cimetière proche du château, E.maculata poussait en compagnie de Catapodium rigidum (L.) C.E. Hubbard, Portulaca oleracea L., Viola sp., Medicago lupulina L., Oxalis pes-caprae L. (= O.cernua Thumb.), Polycarpon tetraphyllum L. Setaria viridis (L.) Beauv., Eragrostis minor Host., Koeleria phleoides (Vill.) Pers.

Certaines de ces plantes étaient minuscules, par exemple les Chénopodes du groupe album mesurant 8 cm de hauteur, l'Amaranthus retroflexus L., le Coniza canadensis (L.) Cronq.

F - SUD-OUEST DE LA FRANCE.

C'est dans le sud-ouest de la France, plus particulièrement dans la région de Bayonne, que les Euphorbes prostrées sont le plus abondamment représentées.

Dax (Landes) 1947 et 1950.

Déjà en 1947, puis en 1950, P. JOVET notait la présence d'E.maculata à Dax, dans les interstices des pavés du quai, jusqu'au-dessus du pont, en compagnie de Polycarpon tetraphyllum L.,anthropophyte fréquente dans le Sud-Ouest, Coronopus didymus (L.) Sm., Amarantnus ascendens Loisel, Dactylis glomerata L., Avena barbata Brot., Medicago polymorpha L., var. apiculata Willd.

En 1966, dans une station tout à fait comparable, mais E.maculata manquait dans ce point précis, deux autres adventices ont été observées : Eleusine indica (L.) Gaertn. et Galinsoga aristulata Bicknell ; cette dernière espèce est encore peu répandue dans le Sud-Ouest.

Biarritz (Pyr. Atl.) octobre 1969.

Dans Biarritz même, à la partie supérieure du Sentier des Baleines, puis sur la partie contiguë de la Perspective des Basques, E.maculata vit entre la partie macadamisée du trottoir, dans une fente très étroite, et le mur des propriétés voisines . On trouve à proximité quelques rosettes de Plantago coronopus L., d'Erigeron naudinii (Bonnet) G. Bonnier et des Bryacées (Bryum argenteum L.).

E.maculata montre le même comportement dans la partie inférieure de la Perspective des Basques, derrière les hôtels qui dominent le Port-Vieux, mais elle pénètre aussi dans les déchirures des pelouses larges d'environ 80 cm où poussent Lolium perenne L., Poa annua L., Plantago lanceolata L., Plantago coronopus L., Paspalum dilatatum Poir. . Toutes ces plantes sont plus ou moins mutilées par suite du fauchage fréquent qu'elles doivent subir.

. Au cimetière Saint-Martin, E.maculata vivait, il y a quelques années, dans le sable sarclé de l'allée longeant l'Eglise Saint-Martin. Un seul individu a été trouvé dans une fissure verticale à la base d'un tombeau, non loin du Tombeau de la Cantatrice.

. Au cimetière du Sabaou, E.maculata existe en plusieurs endroits du cimetière : 1) dans une vasque suspendue avec des Sedum et des Begonias. 2) dans une petite allée large de 30 cm environ entre deux tombes. 3) dans une corbeille de pierre reconstituée garnie d'une population compacte de Sempervivum (E.maculata se dressait dans l'humus noir entre les feuilles et les débris de racines).

Le Boucau (Pyr. Atl.) 24 octobre 1969.

Entre les terrains raccordés à la S.N.C.F. et le cimetière des Forges de l'Adour, on note la coexistence d'E.maculata et d'E.serpens. Le Sporobolus indicus(1) et les Erigeron naudinii et Erigeron canadense sont présents mais les autres compagnes sont presque toutes des thérophytes dont deux Eragrostis : E.pilosa (L.) P.B. et E.megastachia (Koel.) Link. E.minor Host. a été noté une seule fois. On a trouvé encore : Veronica persica Poir., Sedum album L., Jasione montana L., Bromus sp. .

Au cimetière des Forges, E.maculata pousse aussi en compagnie d'E.serpens dans les allées sableuses entre les tombes. Par suite du nettoyage minutieux qui est la règle générale dans les cimetières, il est rare de rencontrer d'autres plantes accompagnatrices.

Bayonne- " St-Bernard" 24 octobre 1969.

(Il s'agit d'un lieu-dit où se trouve une levée de terre longeant la voie ferrée et la route de Bayonne au Boucau (sur la finage de Bayonne) aux environs de la bifurcation avec la route de Saint-Bernard).

La levée de terre, large de trois mètres environ avec des cailloux siliceux se trouve entre une voie ferrée (marchandises) et la route joignant l'Adour.

(1)- Sporobolus indicus (L.) R.Br.var.fertilis (Steud.) Jov. et Guéd. (cf.JOVET et GUEDES,1968).

Cette levée s'élève à environ 60 cm au-dessus de la route, le substratum est piétiné, cassé, sujet à recevoir des détritus au moins à sa partie inférieure. La végétation est détruite par le piétinement dans sa partie médiane, mais le tapis végétal est écorché en plusieurs endroits alors qu'en d'autres endroits, les plantes sont serrées. Il est remarquable de noter que c'est le seul endroit où nous avons trouvé E.maculata en compagnie d'E.jovetii.

Dans un tel milieu, il est tout à fait normal d'observer des plantes d'assez grande taille, quelques annuelles, des hémicryptophytes à rosettes ou appareil souterrain bien développé. Parmi les adventices en voie de naturalisation, on note Paspalum dilatatum Poir., Paspalum vaginatum (Sw.) Thlng., Aster squamatus (Spreng.) Hieron, des plantes plus ou moins arvales (messicoles), par exemple Spergularia rubra L., Antirrhinum orontium L., voisinant avec d'autres indicatrices de pelouses anthropophiles : Plantago major L., Verbena officinalis L., Cichorium intybus L., Potentilla reptans L., Agropyrum repens (L.) P.B., Eryngium campestre L.

On peut encore noter la présence de Festuca arundinacea Schreb., Mentha rotundifolia L., Baccharis halimifolia L., Picris hieracioides L., Medicago lupulina L., Oenothera suaveolens (Pers.) Rouy et Camus, Oenothera biennis L., Verbascum lychnitis L., à l'état de rosette.

Saubusse (Landes) 23 octobre 1969.

En 1968, E.maculata abondait dans le jardin BOUÉ. Le jardinier en est venu à bout à l'aide de grattages fréquents et soigneux et de chlorate de potassium. En 1969 j'en ai retrouvé un seul pied.

Au château de Betbeder, E.maculata est très abondante entre les galets des allées et dans les fentes qui séparent les blocs disjoints de granit qui forment les marches descendant dans le jardin. Elle est totalement absente en dehors de ces limites. On peut noter la présence de Bellis perennis L., Euphorbia peplus L., Stellaria media (L.) Vill.

La présence d'E.maculata dans les jardins et dans les cimetières m'a incité à visiter systématiquement ces endroits. C'est ainsi que j'ai découvert de nombreuses localités où la présence de la plante n'avait jamais été signalée.

Le Moustey (Landes) octobre 1969.

Sur toute l'étendue du cimetière, E.maculata abondait seulement sur une surface d'une dizaine de m2, à l'état de plantules. Le reste du cimetière était sar-

clé avec un soin extrême. La densité des Euphorbes au sol était de l'ordre de 20 à 30 plantules au décimètre carré. J'ai noté la présence de Matricaria discoidea DC., encore peu fréquent dans le Sud-Ouest, au contraire de Lepidium virginicum L. qui est connu depuis très longtemps et très fréquent. Sont encore présents : Corynephorus canescens (L.) P.B., Corrigiola litoralis L., Sedum acre L., Rumex acetosella L. (sensu lato), Arenaria leptoclados Guss., Thymus oblongifolius Opiz (= T.pulegioides L.) X T.serpyllum L., Oxalis corniculata L. var. atropurpurea.

Si l'évolution n'était pas arrêtée par des nettoyages fréquents il est possible que se constitue un Corynephoretum canescens.

Arcachon (Gironde).

E.maculata pousse en plusieurs endroits de la ville. A ma connaissance les stations suivantes n'ont jamais été encore signalées :

. Institut de Biologie marine : E.maculata abonde dans les allées piétinées, sous les Tamarix, face à la mer, en avant de la pelouse. Il n'y a aucune plante accompagnatrice. En 1970, elle a disparu des allées par suite d'un apport de terre, mais je l'ai retrouvée dans le massif de fleurs, au centre du jardin parmi une végétation banale de Stellaria media (L.) Vill.

. Trottoir longeant le Bassin d'Arcachon, entre le bâtiment de l'Institut et la mer. Ce trottoir est construit avec des dalles de ciment à bords arrondis, deux dalles consécutives laissant entre elles un espace de deux à trois centimètres assez profond dans lequel s'accumulent les Zostères séchées (Zostera noltii Hornem = Z.nana Roth.) de couleur brun havane. Deux plantes seulement poussaient au travers des Zostères : E.maculata L. et Portulaca oleracea L. . L'Euphorbe de couleur gris très foncé à rouge sombre était très mimétique des Zostères et difficile à distinguer du substrat.

. Caniveau en ville, à l'angle de la rue Pinneberg et du cours Tartas : Sur une sédimentation alluviale, boueuse, j'ai trouvé six pieds d'E.maculata au maximum de leur développement, à l'exclusion naturellement de toute autre végétation.

. Sur les hauteurs d'Arcachon, E.maculata a été trouvée dans la vieille ville par P.JOVET, sur les trottoirs, entre le ciment et le bas des murs de clôture des habitations (communication orale).

Talence (Gironde) août 1970.

E.maculata pousse en abondance à travers les gravillons qui recouvrent le sol devant l'Hôtel de Ville ainsi que dans les bâches des jardiniers situées derrière le bâtiment, sur la droite, par rapport à la façade principale.

Bordeaux (Gironde),Cimetière de la Chartreuse, porte du Tondu.,août 1970.

E.maculata est présente presque sur toutes les tombes, entre les dalles disjointes, dans les fentes des pierres. L'Euphorbe est toujours solitaire, elle enfonce le pivot de sa racine souvent dans un espace minuscule et elle étale les rameaux de sa rosette à la surface de la pierre. On la trouve encore à la limite des allées et des monuments à l'exclusion des allées elles-mêmes, par suite du nettoyage fréquent.

Pessac (Gironde) , août 1970.

E.maculata a envahi toute la partie ouest du cimetière. On la trouve sur toutes les tombes et dans les vasques et pots de fleurs. Dans les mêmes conditions je l'ai retrouvée à Saint-André-de-Cubzac (Gironde) et à Etauliers (Chte Mme). En remontant plus vers le Nord j'ai visité les cimetières suivants sans la rencontrer : en Charente-Maritime : Le Pontet,Petit-Niort , Mirambeau,Pons , puis, dans la Vienne : Loudun, Mirebeau,Poitiers .

Entre Saumur (M.-&-L.) et Paris, j'ai systématiquement visité les cimetières, petits et grands : Vernantes et Noyant (M.-et-L.), puis ceux de Château-la-Vallière, Saint-Laurent-en-Gâtine,Châteaurenault (I.-et-L.), Vendôme (L.-et-Ch.) et Chartres (E.-et-L.). Je n'ai pas trouvé trace d'E.maculata. Et pourtant elle existe au moins dans le Parc de Blossac à Poitiers (LEMESLE, 1950) et à Laval (COURCELLE, 1935).

Ainsi E.maculata peut être présente dans le jardin botanique d'une ville et être encore absente de son cimetière. Nous avons peut-être là une indication sur les responsables de l'introduction de la plante. La présence de cette Euphorbe est-elle liée à l'apport involontaire des fleuristes professionnels ? La propagation semble rapide dans les établissements horticoles (bâches, massifs de fleurs,...) moins rapide dans les cimetières qui sont approvisionnés en fleurs par les fleuristes. C'est la raison pour laquelle on la trouve dans les grands cimetières. Dans un petit cimetière comme celui du Pontet situé au sommet d'une colline, dans un petit village où les tombes sont fleuries grâce à la production familiale, on ne la trouve évidemment pas.

## II - CONDITIONS EDAPHIQUES PAR LOCALITES OU STATIONS.

Les observations sont faites sur place, immédiatement après la récolte. Les mesures ioniques sont effectuées à l'aide du phmètre Hellige.

L'effervescence est notée de 0 à 5 après imbibition à l'eau et addition de HCl. Les chiffres mentionnés entre parenthèses concernent des "points" et non la

majeure partie de l'échantillon. Partout l'éclairement était maximal.

| Localités<br>Dates | Substratum | Eff. | pH |
|---|---|---|---|
| Ch$^{u}$ Betbeder<br>Saubusse<br>23.X.1969 | Détaché d'une plante de muscinées entre les galets de l'allée.<br>Texture sableuse, humifère, sans cohésion. | 0 | 6,2 |
| Biarritz<br>Cimetière du Sabaou<br>23.X.1969 | . Vasque suspendue avec Sedum et Begonias.<br>Terre sableuse brun-clair à l'état frais.<br>Graviers, cailloux siliceux : mm : 10-12-8-5.<br>"terre" brun clair ..... | 0 | 7,0 |
| | . Petite allée large de 30 cm entre deux tombes.<br>Effervescence pratiquement 0, sauf un très petit point faisant une effervescence très fugitive ..... | 0 | 7,5 |
| | . Corbeille de pierre reconstituée garnie d'une population compacte de Sempervivum humus noir ..... | 0 | 8,0 |
| Le Moustey<br>(Landes)<br>25.X.1969<br>Cimetière | Sable gris clair en surface avec de petits cailloux. mm : 5-5-2. ou 1.<br>mais humifère, noir à la profondeur de 1 cm ..... | 0 | 8,2 |
| Tarnos-Le Boucau<br>(Pyr. Atl.)<br>24.X.1969<br>Cimetière de la Cité des Forges | Sable relativement fin, avec de petits cailloux et débris coquilliers. Aucune cohésion, donc très meuble ..... | 1 | 8,3 |
| Paris<br>12.8.1969<br>"dune" du Muséum | Sol très dur en surface, formant croûte, pulvérulent en dessous.<br>Couleur gris moyen à sec ..... | 3,5 | 7,2 |
| | entre la surface et 1 cm de profondeur ..... | | 7,3 |
| | à 6 cm de profondeur ..... | | 8,0 |
| Paris<br>12.8.1964<br>Rue Cuvier | Sable humifère, presque noir en surface, recouvert de cailloux et de silex : 2-3 cm de large, 5 mm d'épaisseur.<br>gris très noir ..... | 3,5 | 8,0 |
| | en surface ..... | | 8,2 |
| | à 5 cm de profondeur ..... | | 8,3 |
| Arcachon<br>août 1964 | Substrat grossier et dur, comprenant de la terre sableuse et des cailloux ..... | 3 | 7,5 |

| Localités<br>Dates | Substratum | Eff. | pH |
|---|---|---|---|
| **Limoges**<br>11.9.1969<br>Rectorat | Formation située sur une ancienne terrasse maçonnée faisant partie d'un ancien parc. Restes de ciment, la place a été utilisée pour faire du mortier.<br>Terrasse horizontale, exposition nulle.<br>Paysage environnant : ancien parc abandonné et en voie d'envahissement plus ou moins net. Maçonnerie en pierres siliceuses.<br>Tendance plutôt à la xéricité, mais probablement aussi mauvais drainage. | 0 | 6,5 |
| **Genève**<br>29.7.1970<br>Cimetière de Plainpalais | Substrat gris brunâtre à sec, allant de la structure meuble à des grumeaux de forme inégale plus ou moins anguleux de 4-5 mm. On trouve aussi quelques petits cailloux qui font effervescence. | 3 | 8,0 |
| **Genève**<br>11.8.1970<br>parc "La Perle du Lac" | à sec, gris brunâtre, texture assez fine, poudre grossière avec petits grains blanchâtres (sous une plaque de Poa).<br>Quelques cailloux font effervescence. | 3,0 | 8,0 |

Analyse de terre prélevée au cimetière d'Issoudun (Indre), 5 août 1970[1].

C'est l'abondance des plantes compagnes au voisinage d'E.maculata qui m'a incité à prélever des échantillons de terre à cet endroit, pour en faire l'analyse.

Trois prises ont été faites :

I : terre meuble entourant les tombes.

II : allées piétinées du cimetière.

III : corbeille en ciment remplie d'humus noir où E.maculata recouvrait un tapis de Sempervivum qui avait envahi lui-même la corbeille.

(1)- Je remercie très vivement M. B.COMPS et Mlle J.DULAU pour leur collaboration. J'ai pu, grâce à eux, faire les analyses au laboratoire de botanique de l'Université de Bordeaux I.

Teneur en carbonates et valeur du pH :

| | | Carbonates % | pH |
|---|---|---|---|
| I | terre meuble | 1,8 | 7,85 |
| II | allées | 15,7 | 7,95 |
| III | corbeille | 18,4 | 7,85 |

La teneur en carbonates de ces trois échantillons et le pH confirment le caractère neutrophile de l'espèce.

Granulométrie et rapport C/N :

| | I | II | III |
|---|---|---|---|
| Terre fine % | 86 | 60 | 81 |
| Graviers % | 13 | 19 | 16 |
| Cailloux % | 0,4 | 20 | 2,1 |
| Carbone organique ‰ | 8 | 6 | 48 |
| Azote ‰ | 0,525 | 0,350 | 3,50 |
| Rapport : C/N | 15 | 17 | 13,7 |

Le taux d'azote total, aussi bien que le rapport C/N de l'échantillon III, se révèlent excellents, leurs valeurs étant celles d'un sol calcaire riche.

Le taux d'azote total n'atteint que d'assez faibles valeurs dans les deux autres échantillons ; cette différence notable avec l'échantillon I est due au fait que la teneur en sables grossiers des deux premiers est beaucoup plus importante et le taux de matière organique plus faible. En fait, si l'on élimine les sables grossiers, les taux d'azote total du sol sont certainement très voisins dans les trois échantillons.

Les rapports C/N sont bons dans les trois cas, ce qui explique dans les milieux étudiés la prédominance des nitrophiles, groupe pour lequel E.maculata présente de nettes affinités.

Remarques : Plusieurs stations n'ont pu faire l'objet de mesures : entre les rails du quai de l'Adour (aux environs de la cimenterie, au Boucau) un seul pied d'E.maculata a été trouvé (24.X.1969). Quand l'Euphorbe pousse dans une fente entre deux pierres tombales, il n'est guère possible de faire de mesures. A Dax, le 13 septembre 1966, au voisinage de l'Aster squamatus (Spreng.) Hieron, Eleusine indica (L.) Gaert-. etc., un prélèvement a été fait entre les pavés du quai. On peut considérer que les mesures effectuées sont valables pour l'emplacement d' E.maculata : effervescence : 0 ; pH 7,0.

A Saubusse, pour l'allée de galets, le pH est de 6,2. C'est la plus faible valeur trouvée peut-être due à l'emploi d'un désherbant, le substratum est neutre ou accuse un pH voisin de la neutralité.

## C - RÉSUMÉ.

E.maculata L. est une plante originaire d'Amérique du Nord, introduite en France, ainsi qu'en Europe vers le milieu du XIXème siècle. Sa propagation s'est faite de jardin en jardin par échange involontaire de semences.

Longtemps confondue avec E.chamaesyce elle a porté plusieurs noms avant d'être reconnue pour E.maculata : E.thymifolia Boiss. ; E.humifusa Willd. ; E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey., E.polygonifolia Jacq., E.supina Raf. etc.

E.maculata L. est une plante pionnière en voie d'expansion en France et en Europe. Ses conditions écologiques très particulières font qu'il est impossible d'établir une carte de répartition. En effet, elle ne pousse que dans des milieux créés par l'homme et elle suit ses cultures horticoles, que ce soit dans les jardins botaniques et autres lieux qui en sont le prolongement : jardins des plantes, parcs, cimetières, pour lesquels les horticulteurs fournissent les fleurs.

On la trouve de préférence dans les allées piétinées, au sol très dur, constitué d'éléments grossiers. Cependant, elle existe aussi, bien que plus rarement, dans les bâches et même dans les terrains sablonneux (cimetière des Forges de l' Adour à Tarnos-Le Boucau).

Elle colonise alors les pierres tombales dans les cimetières, souvent appliquée sur la roche nue, profitant de moindre fente pour y enfoncer sa racine. On la trou-

# C H A P I T R E  II

## EUPHORBIA SERPENS Humb., Bonpl. et Kunth. - EUPHORBIA JOVETII Huguet

Le Sud-Ouest français est très riche en Euphorbes prostrées. Peut-être faut-il voir dans le port de Bayonne-Le Boucau (Pyr. Atl.) le lieu d'introduction de ces Euphorbes, la grande quantité des plantes récoltées permet de le supposer. A partir de cet endroit, en effet, les relevés floristiques commencés il y a déjà longtemps par P. JOVET et continués par moi-même sous sa direction[1], font penser que la dispersion des plantes s'effectue à partir du Boucau comme centre.

Les Forges de l'Adour, au Boucau, aujourd'hui abandonnées, occupent un vaste emplacement horizontal le long de l'Adour. Lors de l'activité de cet établissement, les résidus miniers riches en fer provenant des hauts-fourneaux étaient répandus et ils constituent actuellement une partie du sol. Ce terrain, vaste de plusieurs hectares, est limité à l'ouest par l'Adour, au sud par une cimenterie en activité, à l'est par des collines artificielles constituées de crassiers au-delà desquels nous trouvons le cimetière des Forges à Tarnos-Le Boucau, au nord existent encore les voies de chemin de fer qui permettaient le raccordement entre les anciennes Forges et la ligne Paris-Hendaye.

E.serpens et E.jovetii poussent en très grande abondance devant les anciens bâtiments de l'administration des Forges, sur le talus qui borde la cimenterie et

(1)- J'ai eu le grand avantage de pouvoir accompagner dans le Sud-Ouest M. et Mme JOVET et de travailler sous leur direction. Je les en remercie très vivement, en particulier de m'avoir permis d'inclure dans mon travail les relevés inédits qu'ils avaient faits bien avant que je les connaisse.

sur les terrains dénudés entre la cimenterie et le port du Boucau. C'est entre les rails du port, le long de l'Adour, que j'ai récolté les exemplaires les plus grands d'E.jovetii.

Il est remarquable de constater que sur le chemin (qui existe encore) devant le bâtiment de l'administration, il ne pousse aucune Euphorbe. Ce chemin était autrefois emprunté par les voitures. Entre ce chemin et les bâtiments, on entreposait des billes de bois qui ont évidemment disparu aujourd'hui. A cet emplacement précis, il n'y a pas d'Euphorbes non plus ; mais de l'autre côté du chemin, c'est-à-dire quelques mètres plus loin, le terrain est riche en scories diverses car des ferrailles y étaient entreposées (elles étaient encore en place en 1964, elles n'y sont plus aujourd'hui). A cet endroit, les Euphorbes abondent : E.serpens à feuillage vert très pâle, E.jovetii à feuillage rouge sang.

L'écologie de ces deux espèces est tout à fait semblable et ne peut être traitée séparément.

## I - RELEVES FLORISTIQUES PAR LOCALITES ET STATIONS.

LE BOUCAU (Pyr. Atl.) Emplacement des anciennes forges de l'Adour 23.X.1969. Terrain situé entre les rails reliant les Forges (encore présents), la voie ferrée Paris-Hendaye et le cimetière des Forges à Tarnos-Le Boucau. Cette loca-
fig. 83 lité est désignée par "Boucau 1b" sur le tableau

Ce terrain est stabilisé depuis la désaffection de l'usine "les Forges de l'Adour". C'est une sorte de mâchefer relativement plan, à revêtement muscinal court, écorché localement. Le nombre d'espèces est relativement peu élevé : plusieurs sont des hémicryptophytes en rosettes : Hirschfeldia incana (L.) Lagr. Foss., Leontodon sp., Plantago coronopus L. Quelques plantes annuelles profitent de petites places vides : Eragrostis pilosa (L.) P.B., Koeleria phleoides (Vill.) Pers.

fig. 83 "Boucau 1c" même terrain que "Boucau 1b" mais beaucoup plus irrégulier formant une bordure de 3-4 mètres de largeur longeant la route.

Le relevé a été fait dans une bande d'environ 4 mètres de largeur longeant une route absolument sans aucun ombrage où circulent les piétons, les vélomoteurs, les automobiles. La surface est en pente irrégulière, parsemée de gros blocs de ciment. La végétation est distribuée irrégulièrement mais assez souvent dominée physionomi-

quement par Melilotus alba Medic. (possédant à cette date encore des fleurs et des fruits).

Le nombre des espèces est élevé et le recensement publié est incomplet. On y observe Aster squamatus (Spreng.) Hieron. assez récemment introduit, que l'on pourrait s'attendre à trouver dans un endroit plus frais ; le Tragus racemosus (L.) Desf. peu fréquent dans le Pays Basque, que P. JOVET a noté plusieurs fois sur les voies ferrées des Landes, Avena barbata Brot. fréquent dans le Pays Basque n'a été vu que cette seule fois au voisinage des Euphorbes prostrées.

Les plantes indiquant une tendance à la stabilisation sont fréquentes :

- Des hémicryptophytes à rosette ou plantes rhizomateuses : Hypochoeris radicata L, Centaurea calcitrapa L., Artemisia verlotorum Lamotte, Calamagrostis epigeios L. Cynodon dactylon (L.) Pers., Echium vulgare L.

- Des espèces plus ou moins psammophiles : Chondrilla juncea L., Setaria lutescens (Weigel), Hubbard (= S.glauca (L.) P.B.) ou même préférant les dunes stabilisées de l'océan : Helichrysum stoechas (L.) DC., Oenothera stricta Ledeb.

- Quelques espèces ligneuses ou sarmenteuses indiquent la possibilité d'installation d'un stade ultérieur (mais à réalisation problématique) : Figuier, Saule, Tremble, Douce-Amère, tous de taille très médiocre.

On peut soupçonner une certaine rétention d'eau par le sol, par la présence de Calamagrostis epigeios (L.) Roth, Eupatorium cannabinum L., d'ailleurs très localisés.

Malgré la présence de Trifolium repens L., Plantago lanceolata L., Centaurea calcitrapa L., Medicago polymorpha L. (= M.hispida Gaertn. = M.apiculata Willd.) il ne paraît pas que l'évolution vers un stade herbeux à Hordeum murinum L. et Lolium perenne L. (non noté) puisse se réaliser.

ig. 83 "Boucau $W_1$" - Talus de la cimenterie, rue joignant le quai de l'Adour à l'agglomération du Boucau. 24.X.1969.

On relève la présence de Solanum nigrum L., Silene gallica L., Centaurea du groupe diffusa Lam., Echinochloa crus-galli (L.) Beauv., Malva sylvestris L., Reseda phyteuma L., Anagallis arvensis L. ssp phoenicea (Gouan) Vollmann, Datura stramonium L. .

Toutes les plantes recensées ne vivaient pas au contact des Euphorbes prostrées ; celles-ci s'étalaient surtout sur la plate-forme horizontale supérieure du talus, E.serpens introduisant son pivot dans la fente étroite entre la plate-forme de ciment (fragments divers et poussière de ciment) et la bordure du trottoir de la plate-forme. E.jovetii toujours très rameuse et rouge était, elle aussi, comme les autres plantes, recouverte de poussière de ciment.

La plupart des espèces notées sur le talus se retrouvaient sur cette plate-forme supérieure, mais peu nombreuses, et souvent souffreteuses : Centaurea du groupe diffusa Lam., Datura stramonium L., Catapodium rigidum (L.) C.E.Hubbard, Euphorbia portlandica L. (= E.segetalis L.), Verbascum sinuatum L.

Ces espèces n'ont pas été notées ailleurs dans des stations à Euphorbes prostrées sauf Catapodium. Il faut noter aussi sur le talus Reseda phyteuma L.

fig. 83 "BOUCAU $W_2$ et BOUCAU $W_3$" entre la cimenterie et l'Adour, cette dernière localité encore plus près de l'Adour, tout contre le quai.

En $W_2$, la surface est plane, horizontale, cimentée, mais à ciment écaillé par places.

En $W_3$, entre les rails de la voie ferrée réunissant la cimenterie au quai de l'Adour, le substratum est formé de pierres constituant un ballast stabilisé et quelque peu raboteux, mais non mobile. C'est là que vivait le seul pied d'E.maculata observé entre la cimenterie et l'Adour.Tout le sol est recouvert d'un tapis ras de mousses qui donne une coloration verte au fond sur lequel s'étalent les innombrables E.jovetii souvent rouges et se dressent les Sporobolus indicus[1] jaunâtre pâle

Partout ailleurs, sur le tapis muscinal, s'étalent aussi, éparses, des rosettes d'assez nombreuses espèces (avec ou sans scapes) : Coniza naudinii Bonnet, Coniza canadensis (L.) Cronq., Hirschfeldia incana (L.) Lagr.Foss., Leontodon taraxacoides (Vill.) Mérat (= Thrincia hirta Roth), Chenopodium ambrosioides L., Crepis foetida L., Plantago lanceolata L. ; mais aussi malgré l'époque tardive, quelques thérophytes : Capsella bursa-pastoris (L.) Medic., Koeleria phleoides (Vill.) Pers.

fig. 83 "BOUCAU, Grand Enclos" des anciennes Forges de l'Adour, 24.X.1969, contenant encore le bâtiment tombant en ruines de l'administration, sur la route allant vers la grande digue et compris entre celle-là et le chemin conduisant à la dune (champ de tir).

(1) Sporobolus indicus (L.) R.Br. [illegible]

Entre le bâtiment, autrefois administration, et l'usine encore dressée, s'étend une vaste surface dont une faible partie a été inventoriée, car, à cette époque, un certain nombre de plantes sont disparues ou sont décomposées. On remarque que le terrain en plein soleil est exposé à tous les agents atmosphériques et aux fumées d'usines.

Il est remarquable qu'E.serpens et E.jovetii soient les deux seules Euphorbes prostrées représentées ici et toutes deux très abondantes. On notera encore la présence de tout un lot d'espèces qui développent une rosette ou un scape, comme à "BOUCAU 1b". On remarque l'abondance, au moins sur une certaine surface d'Inula graveolens (L.) Desf., Chenopodium ambrosioides L., Sporobolus indicus. Toutes ces plantes ne sont pas contiguës mais laissent entre elles des espaces occupés incomplètement par les Euphorbes prostrées et aussi des thérophytes plus ou moins desséchées : Digitaria sanguinalis (L.) Scop., Eragrostis pilosa (L.) P.B., Lepidium virginicum L., Chenopodium botrys L., Koeleria phleoides (Vill.) Pers.

On pourrait parler d'une sorte de "steppe" dont les plantes mesurent une hauteur maximale de 60 cm et sont plus ou moins séparées les unes des autres. Particulièrement abondants : Inula graveolens (L.) et surtout Coniza naudinii Bonnet dans les intervalles, çà et là, avec des plaques d'Euphorbes prostrées ou encore de peuplements continus d'Eragrostis minor Host. Il existe aussi des touffes d'une graminée encore bien verte en cette saison, contrairement aux autres espèces presque toutes desséchées. Il n'a pas été possible de la déterminer.

## II - CONDITIONS EDAPHIQUES PAR LOCALITES OU STATIONS.

Les observations et mesures ont été faites exactement dans les mêmes conditions que pour E.maculata. Partout l'éclairement était maximal. Il faut noter que la composition atmosphérique du Boucau est très complexe : poussières de ciment, acides divers déversés par les cheminées d'usines. Le tableau ci-après donne, pour chaque localité, les indications concernant l'aspect général du sol, sa couleur, les dimensions des particules minérales etc., puis l'effervescence et le pH.

| LOCALITES - DATES | SUBSTRATUM | Eff. | pH |
|---|---|---|---|
| Le Boucau, Forges de l'Adour. "BOUCAU 1b" E.jovetii 23.X.1969 | Laitier de haut fourneau brun noirâtre. Fragments de dimensions variées : petits cailloux (en mm : de 2 à 8) et granules plus petits (env. 1 mm). Effervescence vive, durable, grosses bulles. | 4,5 | 7,8 |
| "Boucau 1c" 23.X.1969 E.jovetii | Sable grossier et "anguleux". Effervescence immédiate, en petites bulles. | 4 | 8,0 |
| "Boucau $W_1, W_2, W_3$" 24.X.1969 E.jovetii | Substrat peu épais sous couche muscinale. "Sol" noir, en petits granules avec fragments de ciment, le tout recouvert de poussière de ciment. | 4,5 | 8,0 |
| "Boucau "Grand Enclos" 24.X.1969 E.serpens E.jovetii | "terreau" noir, fin humus un peu graveleux mêlé aussi de gros cailloux. Effervescence immédiate, grosses bulles. | 3 | 8,0 |
| | Mâchefer rugueux ou en poudre noire, écrasé, particules de dimensions variées, bulles durables, effervescence peu violente (1). | 2 | 8,0 |
| | Sable presque roux avec nodules de fer. Effervescence durable, non violente. | 3 | 8,2 |
| | Sable mêlé de petits granules calcaires blancs. Effervescence prolongée, non violente. | 3 | 8,2 |
| Bayonne-"St-Bernard" 24.X.1969 E.jovetii | Graviers recouverts de "terre", petits cailloux arrondis de 10-12 mm de diamètre. Effervescence : 0 (dominance siliceuse) ou vive en quelques points. | 0-4 | 8,2 |
| Talus de la cimenterie. 24.X.1969. E.jovetii, E.serpens | Ciment (poudre) pierrailles. | 5 | 8,2 |
| Cimetière de Tarnos-Le Boucau 24.X.1969. E.serpens | Sable relativement fin, avec de petits cailloux et débris coquillers. Aucune cohésion, donc très meuble. | 1 | 8,3 |

(1)- Voir l'analyse de terre à la suite du tableau.

Analyse de terre prélevée au Boucau (Pyr. Atl.), "Grand Enclos" des Forges de l'Adour, devant le bâtiment de l'administration, le 24 octobre 1969.

La prise de terre a été partagée en deux lots :

1er lot : l'analyse a été faite immédiatement à l'état frais (2 essais).

2e lot : l'analyse a été refaite un an plus tard pour vérifier certains résultats (en particulier le rapport C/N et apporter des compléments[1].

Granulométrie :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Cailloux, supérieurs à 2 cm<br>Graviers, de 2 mm à 2 cm<br>Terre fine, 2 mm | | 0 %<br>28 %<br>72 % | % de terre brute |
| Sable grossier | 1000 - 2000 µ<br>500 - 1000 µ<br>200 - 500 µ | 72,5 %<br>72,5 % | Analyse granulométrique en % de terre fine séchée à l'air. |
| Sable fin | 100 - 200 µ<br>50 - 100 µ | 12 % | |
| Limon grossier | 20 - 550 µ | 2,0 % | |
| Limon fin | 2 - 20 µ | 3,7 % | |
| Humidité (105°C) | | 0,8 % | |
| Colloïdes minéraux | | 2,5 % | |

Rapport C/N :

| | 1er lot (1969) | | 2e lot (1970) | |
|---|---|---|---|---|
| | 1er essai | 2e essai | 1er essai | 2e essai |
| Carbone organique en ‰ | 52,3 | 52,2 | 24,6 | 23,6 |
| Azote en ‰ | 1,29 | 1,20 | 0,55 | 0,55 |
| C/N | 40,5 | 43,5 | 44,7 | 42,9 |

(1)- Les deux analyses ont été faites au Laboratoire d'analyse des sols de l'Institut national de la recherche agronomique à Bordeaux, domaine de la Grande Ferrade, 33-Pont-de-la-Maye. Je remercie tout particulièrement MM. les Ingénieurs MENET et WILBERT de l'excellent accueil qu'ils m'ont réservé et de leurs conseils et suggestions.

Capacité d'échange m.é. % :

| | 1er lot | 2e lot |
|---|---|---|
| Ca échangeable | 7,150 | 7,400 |
| Mg " | | 0,065 |
| K " | 0,180 | 0,170 |
| Na " | | 0,035 |

Fer total % : 2,89
Fer libre % : 7,31
acide phosphorique ‰ : 0,226

Teneur en carbonates et valeur du pH :

| | 1er lot | 2e lot |
|---|---|---|
| Calcaire total % | 10,9 | 10,6 |
| Calcaire actif % | 2,5 | 2,5 |
| pH / eau | 8,57 | 8,53 |
| pH / KCl - N | 8,04 | 8,14 |

Commentaire de l'analyse.-

Interprétation agronomique.

Le sol, très grossier, ne contient que 6 % d'éléments fins. Il est riche en matière organique, probablement de type Mor à décomposition très lente (C/N très élevé) et insuffisant en azote total pour permettre la minéralisation.

Ce sol sablonneux, légèrement calcaire, est très pauvre en argile (10 % de $CaCO_3$ total et 2,5 % de $CaCO_3$ actif). Dans ces conditions il est normal de trouver un pH nettement basique. Toutefois le taux de calcium échangeable est trop élevé et risque de déclencher des carences. Les teneurs en potasse et en acide phosphorique sont normales , mais par contre celles du fer total et du fer libre sont très élevées.

Interprétation édaphique et pédo-géochimique[1].

Le problème de l'interprétation de l'analyse doit être placé dans son milieu réel et non plus, comme à l'ordinaire, dans le milieu-sol. En effet, le facteur dominant est celui du milieu créé par les fumées d'usines qui se déposent sur le sol ou qui sont entraînées par les eaux de pluie, et aussi, ce qui est très important, par les poussières de ciment. Le milieu où vit l'Euphorbia jovetii et toute la végétation du secteur est dominé par ce facteur primordial qui doit agir en sélectionnant la flore et en donnant aux espèces résistantes un aspect particulier. Les interprétations purement agronomiques, sauf en ce qui concerne la granulométrie, sont inapplicables. Il faut voir l'ensemble des conditions édaphiques et pédo-géochimiques.

Taux de matière organique et d'azote.

Notons tout d'abord que le taux de carbone organique a baissé de moitié après un an mais que le taux d'azote a, lui aussi, baissé dans la même proportion de sorte que le rapport C/N n'a pas varié pratiquement.

La terre est-elle vraiment si riche en matière organique ? Cela est possible si le taux d'azote est insuffisant pour en permettre la minéralisation ; c'est ce qu'indique l'analyse. Ce qui est curieux, c'est le taux anormal de carbone. Ce taux très élevé ne proviendrait-il pas des fumées d'usines, par dépôt de particules entraînées par l'eau de pluie ? Si cette hypothèse est fausse, il s'agit bien alors d'un humus de type Mor, à décomposition très lente, à C/N très élevé et insuffisance d'azote, ainsi qu'il a été dit plus haut. Je me propose d'élucider ce problème par une série d'expériences faites sur le terrain.

pH

La nature des fumées d'usines et des poussières déposées permettrait de comprendre leur action sur le pH du sol. La valeur du pH supérieure ou égale à 8 est normale sur terrain sableux légèrement calcaire et très pauvre en argile. Le taux de carbonate de calcium total (supérieur à 10) et actif (= 2,5) est correct.

Taux de calcium échangeable, en particulier l'interaction Ca/Mg.

Le rapport Ca/Mg varie avec les plantes. Pour les Euphorbes il est inconnu. En fait, une quantité suffisante de Mg a pour effet d'atténuer l'absorption du Ca

(1)- Je remercie Monsieur le Professeur CHARLES de l'Ecole nationale supérieure d'agronomie de Rennes qui a bien voulu me conseiller pour ce problème délicat.

qui est nuisible en trop grande quantité, surtout chez certaines plantes. L'optimum est de 3/1 pour les Légumineuses et varie entre 1/1 et 2/1 pour le Maïs qui est une plante exigeante en magnésium.

Il est probable que cette trop grande richesse du sol en $Ca^{++}$ est à l'origine du déséquilibre manifesté par l'Euphorbe.

Taux de magnésium échangeable.

Théoriquement, un sol sableux est déficient lorsque la valeur du Mg échangeable est inférieur à 0,08 %. Or l'analyse en trouve 0,065 m.é./ 100 g. La quantité est donc insuffisante.

Par ailleurs, une carence en Mg n'est pas à craindre si sa teneur atteint 10 à 15 % des cations échangeables totaux. D'après les résultats, la capacité d'échange totale est égale à :

$$7,400 + 0,065 + 0,170 + 0,035 = 7,670$$

On constate que la quantité de Mg = 0,065 est insuffisante puisqu'elle devrait être comprise entre 0,76 et 1,15.

La concordance des indicateurs analytiques montre qu'il y a carence en magnésium.

Les caractéristiques générales de la carence en magnésium sont les suivantes(1) :

1 - Chlorose jaunâtre des feuilles sur quelques espèces de plantes et pour certaines variétés, cette coloration est plutôt rouge, à la suite de formation d'anthocyane dans la feuille; le phénomène est notamment remarqué sur la vigne, le maïs, la salade.

2 - Les phénomènes de carence apparaissent en premier lieu sur les plus vieilles feuilles.

3 - Les symptômes sur les feuilles sont répartis plus ou moins symétriquement par rapport à la nervure principale.

J'ai effectivement récolté E.jovetii présentant sur le même pied des rameaux dont les feuilles étaient jaunâtres et même rouge-sang alors que d'autres étaient

(1)- D'après STENUIT D. et PIOT R., Symptômes de carence en magnésie chez les plantes agricoles et horticoles (1951), service pédologique de Belgique. Héverlé, p.5.

entièrement vertes. Ce phénomène peut même se généraliser puisque certains exemplaires de cette Euphorbe sont complètement rouges. J'ai d'autre part signalé qu'E.maculata peut présenter aussi ce phénomène. Ces variations de couleurs semblent liées à des carences. Toutefois E.humifusa et E.serpens ont une teinte remarquablement constante même si elles sont sur milieu carencé. C'est ainsi qu'E.serpens qui vit à côté de E.jovetii garde sa couleur vert glauque malgré la carence du sol en magnésium. Toute l'expérimentation reste à faire à ce sujet.

Taux de potassium échangeable.

Le sol renferme 0,170 m.é. / 100 g. de K soit $\frac{0,170 \cdot 47,1}{39,1} = 0,205\ K_2O$

(1 m.é. K ⟶ 39,1 mg K ⟶ 47,1 mg. $K_2O$).

La richesse du sol est donc normale.

Teneur en phosphore.

La teneur en phosphore est suffisante.

En conclusion, on peut penser que la couleur observée de manière inconstante chez certaines Euphorbes serait due à une carence du sol en magnésie, ce que les résultats analytiques confirment. C'est dans ce milieu assez déséquilibré du point de vue ionique que l'E.jovetii prospère à l'exclusion d'E.maculata. E.serpens se rencontre aussi bien en compagnie d'E.jovetii que d'E.maculata. Cela montre que ces Euphorbes qui se ressemblent tant au premier abord n'ont pas toutes les mêmes exigences écologiques. Deux espèces longtemps confondues, E.jovetii et E.maculata ne se rencontrent jamais ensemble.

En résumé :

En faisant un certain nombre de rapprochements, on peut reconnaître que des biocénoses pourraient s'individualiser, mais que les conditions présentes ne favorisent pas cette individualisation.

On peut envisager comme possibles un ensemble à Hordeum murinum, une pelouse à Trifolium repens - Plantago major (mais Lolium perenne est douteux).

Un groupement de bisannuelles et vivaces :
Cichorium, Coniza naudinii, Chenopodium ambrosioides, précédant unefriche à Verbascum (Hypericum perfoliatum, Melilotus alba qui elle-même peut être précédée par un groupement de thérophytes à Eragrostis, Chenopodium album ...).

Les stades ultérieurs pourraient être : Stades à Holcus lanatus (très douteux) à Artemisia verlotorum (A.vulgaris semble absent) puis à broussailles avec Salix caprae, Ficus carica et même Baccharis halimifolia.

Il semble que par rapport aux Euphorbes prostrées, il soit préférable de conser-
fig.83 ver seulement deux grands ensembles qui se distinguent sur le tableau d'analyse floristique :
Tab.XXVI

. Un ensemble à E.jovetii (avec quelquefois E.serpens)
à gauche du tableau.

. Un ensemble à E.maculata (avec quelquefois E.serpens et E.jovetii exceptionnellement, et de nombreuses espèces annuelles).
à droite du tableau.

A ces deux ensembles correspondent d'une manière générale un substrat ferme ou relativement ferme pour le premier ensemble et un substrat surtout sableux pour les ensembles à E.maculata.

Il est curieux de constater que Portulaca oleracea n'est pas nettement présent dans le tableau floristique alors que dans le reste de la France où E.maculata peut être observée, Portulaca oleracea est la plante compagne toujours présente.

*
* *

# C H A P I T R E  III

## EUPHORBIA HUMIFUSA Willd.

Parmi les Euphorbes prostrées que compte la flore française, seule l'E.humifusa
g. 93 est originaire de l'Asie tempérée, "de l'Oural au Japon" (HEGI, 1925). Cette plante s'est répandue au cours du XIX$^{e}$ siècle dans toute l'Europe, surtout méridionale. Elle se répand lentement vers le nord selon les observations de HEGI ; elle est, en effet, totalement inconnue dans les pays nordiques.

On possède peu de renseignements sur les conditions écologiques de cette plante : "çà et là, dans le sud et le centre de l'Europe comme mauvaise herbe et rudérale" (Flora Europea, vol. II, p. 216). Peu d'auteurs signalent sa présence, citons : JANCHEN, 1956, p. 174 "introduite (Vienne et Graz)", SAVULESCU, in Flora Rep. pop. rom., 1953,en Roumanie, sans indication de lieu, SOÓ REZSŐ, 1956 la signale à Budapest, DORSTAL, 1950, à Prague. C'est en Allemagne que l'E.humifusa semble s'être répandue en abondance selon HEGI, 1925, p. 144 : "dans les jardins botaniques de Münich (1907) et Würzburg, dans les pépinières de Ratisbonne (1897), à Tübingen (1883), dans le port de Mannheim (1901, 1906) et Ludwigshafen, à Karlsruhe, Minden (1875) sur l'île des Paons (depuis 1862), sur la Place royale (1870) et dans le vieux jardin botanique de Berlin (depuis 1840) et dans le nouveau de Dahlem (1906) et dans d'autres lieux à Proskau, dans le jardin botanique de Francfort-sur-le-Main (1876 à 1914), Dresde (1873), Breslau, en plusieurs endroits, Hambourg, Königsberg (1860). En Autriche à Vienne (1880), en Bohème près de Aussig (1902) et dans le jardin botanique de Prague (1907), en Moravie à Olmütz (1914), au Tyrol près de Avio (1863), Meran, Untermais, Bozen, Arco (plusieurs fois), Torbole ; en Carniole dans plusieurs jardins, dans et près de Laibach (fortement implanté depuis 1916), près d'Adelsberg (1912).

Acclimatée en Suisse dans le Tessin du sud (à Lugano, aux environs de 1887, spécialement dans les jardins botaniques et aussi les jardins privés de Zürich, Canton de Soleure (descend du jardin alpin de Corrévon à Genève, Bâle (1906), Neuenburg (1909), Berne (1900-1901) et plus tard à Genève. Dans le vieux jardin botanique de Münich, aussi à Olmütz ...".

En France, l'apparition d'E.humifusa est passée longtemps inaperçue. Elle fut signalée en Corse en septembre 1846 à Luri, par SALLE, sous le nom d'E.polygonisperma Gr. et Godr. mais selon de LITARDIERE.(1935) ne paraît pas avoir été revue depuis.

Vers le milieu du XIX$^{e}$ siècle quelques Euphorbes prostrées sont signalées au Muséum de Paris. Dans l'herbier COSSON elles portent des noms variés : E.maculata, E.humifusa, E.chamaesyce, parfois sur la même page d'herbier, en des déterminations successives. A l'origine, elles ont toutes été appelées E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey. J'ai montré (HUGUET, 1969, à la suite de P. JOVET, 1950) que quelques-unes de ces plantes sont des E.maculata. Certains échantillons sont des E.humifusa. Cette dernière existe donc au Muséum de Paris depuis plus d'un siècle (1849) elle y est toujours, je l'ai récoltée en abondance au jardin alpin; en 1908, TOURLET la signale à Tours, "naturalisée en abondance dans les cultures du jardin botanique où elle affectionne surtout les parties humides et dans quelques autres jardins de la ville". En 1970, j'ai constaté qu'elle continue à pousser à cet endroit où je la récolte depuis 1963. En 1909 elle est récoltée à Aix-en-Provence par REYNIER sous le nom d'E.chamaesyce var.humifusa Reynier. THELLUNG, 1911, sous le nom d'E.polygonisperma Gr. et Godr., la signale à Paris, au jardin des plantes, à Avignon, Aix-en-Provence. On trouve encore E.humifusa à Bordeaux : "naturalisée dans les allées de tout le jardin public et peut se trouver en dehors" (JEANJEAN, 1961). Effectivement cette plante existe là depuis fort longtemps car dans l'herbier BOUCHON un exsiccatum porte : "Gironde, Bordeaux, jardin botanique, naturalisé, 31 août 1928".

En certaines localités, il est certain que l'E.humifusa se maintient et prospère depuis fort longtemps, mais en d'autres endroits elle ne paraît pas s'être maintenue : CHOPINET, 1950 "Nous n'avons pas observé cette espèce au Cap d'Antibes où elle serait à rechercher dans la culture et au voisinage de la villa Thuret de même que dans les autres jardins botaniques méditerranéens, car il est possible que cette Euphorbe, ayant sur le terrain un aspect proche de l'E.chamaesyce L., ait été confondue avec elle".

C'est pourquoi ROUY, 1910, p. 181 exclut E.polygonisperma (= E.humifusa) de la flore française ; il écrit : "n'existe d'ailleurs plus à la localité où SALLE l'avait recueillie". Si FOURNIER, 1936, la donne comme naturalisée à Paris, en Bretagne, en Provence et en Corse , COSTE, 1906, et BONNIER, 1912-1935, ignorent sa présence.

Incontestablement E.humifusa Willd. est une plante rare en France. Je n'ai pu la récolter moi-même que dans les jardins botaniques de Bordeaux, Tours, dans

le jardin alpin du Muséum à Paris, et au jardin Kahn à Boulogne-Billancourt, où les conditions stationnelles sont d'ailleurs sensiblement comparables.

Pour les trois premières localités, ces conditions sont peu favorables à l'établissement de relevés floristiques car les Euphorbes poussent dans un milieu artificiel : bâches d'horticulteur, à travers une végétation telle que des Sempervivum. Au jardin Kahn, au contraire, les E.humifusa poussaient parmi une végétation de plantes rudérales ou nitrophiles spontanées, dans un espace suffisamment grand pour que le relevé puisse avoir une signification. Ce relevé floristique et édaphique a été fait en compagnie de P. JOVET le 18 août 1964.

Les renseignements concernant l'écologie d'E.humifusa sont rares : "bordure des chemins et champs" (HERMANN, 1956, p. 677), "sols pierreux et tourmentés ... comme mauvaise herbe et rudérale" (Flora Europaea Vol.II, p. 216). Au Jardin Kahn, la plante poussait en deux endroits : dans une plate-bande garnie de rosiers et dans le jardin japonais.

1 - Plate-bande garnie de rosiers, à peu de distance de l'entrée, derrière une maison d'habitation, en bordure du jardin fruitier.

L'identification géologique du substratum est difficile à établir et sans doute de peu d'importance. En effet, le jardin Kahn se trouve sur une surface dont l'altitude correspond à une terrasse de la Seine (30-35 m.). La carte géologique (au 1/500.000, 1953) indique : remblais des berges (la Seine ayant été surélevée de 1,20 m). De plus, le système radiculaire des Euphorbes prostrées s'enfonce peu profondément dans ce sol de jardin probablement apporté lors de sa création, en même temps que les blocs rocheux.

La terre est en "grumeaux" de 3 à 8 mm de diamètre environ, relativement peu cohésifs, brun foncé à peine rougeâtre, formant avec l'eau une pâte peu adhésive; le pH, mesuré deux fois à un jour d'intervalle, est de 7,0 et 7,5. Avec HCl dilué, l'effervescence est peu vive, peu durable : notée 2,5 environ (5 étant une effervescence immédiate très vive, très durable). On peut en déduire que la terre est peu ou moyennement calcaire.

Dans la plate-bande, les rosiers, peu élevés, espacés, laissent voir partout la terre brune. Les plantes herbacées, assez nombreuses, mais de faible taille, sont éparses entre les taches veloutées ou non, vertes ou brunâtres créées par les muscinées en peuplement ras, distants les uns des autres, rarement contigus.

Parmi cette végétation on peut voir surtout des plantes à l'état de rosettes : Taraxacum officinale Weber, Euphorbia humifusa Willd., peu abondant, montrant cependant des cyathes et des capsules bien formées, Plantago major L. peu abondant, Bellis perennis L., montrant des rosettes à feuilles nombreuses mais des scapes rares.

D'autres plantes plus ou moins dressées, surtout leurs rameaux florifères, poussent çà et là dans les massifs : Oxalis corniculata L. var. atropurpurea Van Houtte, Sagina procumbens L. très nombreuses, Stellaria media L. (Vill. peu abondant, Poa annua L. abondant, Sonchus asper (L.) Hill rare mais très vigoureux, très ramifié dès la base.

Quelques plantes dressées, éparses, accompagnent la végétation prostrée : Euphorbia peplus L. (quelques pieds seulement), Coniza canadensis (L.) Cronq., rare peu élevée (15 cm), Chenopodium album L., Vicia sp. (tiges feuillées seulement). Particulièrement nombreux, de jeunes Cardamine hirsuta L. présentent seulement quelques petites feuilles, tandis que certains individus sont fleuris et fructifiés avec les siliques ouvertes. Ce parterre est séparé du sentier ratissé par une bande d'herbe rase formant pelouse avec Lolium perenne L., Poa annua L., Trifolium fragiferum L. dans laquelle vivent quelques Veronica filiformis Sm. qui projettent des rameaux parmi celles des plantes précédentes vivant au pourtour de la plate-bande. Je n'ai pas vu sur cet emplacement Helxine soleirolii Req. qui couvre une grande partie du sol sous le peuplement de résineux.

2 - Dans le jardin japonais, une petite croupe de terre, avec quelques petits blocs rocheux est limitée à environ un mètre du sentier par un taillis d'arbustes cultivés. Le pH du sol est de 8,0. Effervescence avec HCl dilué : 3,5-4. Quelques Euphorbia humifusa s'étalent parmi le lacis assez lâche de rameaux feuillés de Glechoma hederacea L., peuplement limité vers la droite par un certain nombre de Geranium sanguineum L. et une nappe de Sedum du groupe spurium Bieb.

Les plantes compagnes sont très nombreuses : Viola sp. avec quelques feuilles, Primula sp. du groupe acaulis L. (une rosette), Hypericum perforatum L., (peu développé, malingre, hauteur : 30 cm), Euphorbia peplus L. deux individus chétifs, montrant cependant des cyathes et des capsules.

A la base de la croupe de terre, à l'abri du surplomb d'un bloc rocheux, deux E.humifusa Willd. voisinent avec un Chenopodium album L. débile et fructifié.

L'E.humifusa Willd. n'est donc pas rare dans le jardin Kahn à Boulogne-Billancourt, mais seulement sur deux surfaces restreintes. L'espèce est abondante par places et nulle à peu de distance de là. Elle ne semble pas chercher à se répandre. Ces mêmes observations, quant aux conditions stationnelles, peuvent se répéter pour les jardins de Tours et de Bordeaux.

Nous avons vu que, lors de l'apparition de l'E.humifusa Willd. et de l'E.maculata L. au Muséum à Paris, au milieu du siècle dernier, ces deux espèces ont été confondues et nommées indifféremment E.pseudo-chamaesyce Fisch. et Mey. Certes ces plantes sont proches morphologiquement et, seule, une étude détaillée permet de les distinguer. C'est pourquoi il semble utile de donner le tableau suivant qui résume les principaux caractères permettant de distinguer E.humifusa d' E.maculata.

| E.maculata L. | E.humifusa Willd. |
|---|---|
| plante pubescente | plante glabre |
| teinte généralement vert foncé ou gris foncé jusqu'à pourpre | limbe sans macule |
| glandes de la cyathe vert clair, appendices rose vif | glandes de la cyathe vert clair appendices blanc teinté de rose |
| capsule rose à poils blancs abondants, apprimés | capsule verte entièrement glabre |
| cyathes solitaires à l'aisselle des feuilles ; l'ensemble simule une "grappe", le tout constituant un "rameau secondaire", bien développé | cyathes solitaires à l'aisselle des feuilles ; l'ensemble simule une petite "grappe" ; les "rameaux secondaires" bien développés sont au nombre de deux ou trois par "rameau principal" ; ils peuvent être réduits à une seule cyathe |
| aspect dense dû aux feuilles nombreuses et rapprochées et même se chevauchant pour deux rameaux voisins | aspect diffus dû aux feuilles espacées, aux entre-noeuds égalant ou dépassant la largeur des limbes ; les feuilles de rameaux voisins restent très éloignés les unes des autres |

# C H A P I T R E  IV

## E.POLYGONIFOLIA L., E.PEPLIS L., E.CHAMAESYCE L.

g.94 E.POLYGONIFOLIA L.

Le type, selon LINNÉ est originaire du Canada et la Virginie.

WHEELER (1941, p. 119-121, carte p. 249), après avoir étudié les herbiers américains, dresse la liste des localités où pousse l'E.polygonifolia L. dans son pays d'origine : Quebec, Nouvelle Angleterre (Maine, New-Hampshire, Massachussetts, Rhode Island, Connecticut), Pensylvanie, Caroline du Nord, Géorgie du Sud, Indiana, Illinois, les grands Lacs : Ontario, Michigan, Erie.

Hors d'Amérique, la seule localité citée par WHEELER est : "France : Gironde, sables maritimes, Soulac, oct. 1903, Pitard (Gray herbarium)".

Ainsi, il apparaît que cette plante est relativement rare puisqu'elle est localisée sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord et les Grands Lacs américains.
g.90 Elle s'est acclimatée en France seulement sur quelques centaines de kilomètres, le long des côtes de l'Atlantique. Ailleurs, en Europe et dans le monde, elle n'est pas signalée.

Dès 1886 Lloyd, p. 305, mentionne la présence de l'E.polygonifolia L. en France :

> "E.polygonifolia L.Boiss. in DC. prodr. Plante du littoral de l'Amérique du Nord a été trouvée par M. LETARD dans les sables maritimes de l'Anse du Tanchet (Vendée) mêlée au précédent". (E.peplis) "Il a été revu dans les localités suivantes AC sur les deux rives de la Gironde, par exemple sur les dunes de la Coubre (Charente inférieure) et entre la pointe de Grave et

Soulac (CONTEJEAN) à Arcachon en Gironde (Marc ARNAULT) et à Capbreton dans les Landes (DUBALEN). L'étendue de ces localités prouve que la plante est bien fixée dans le pays".

L'herbier de France, au Muséum de Paris, possède un échantillon de 1866, récolté aux Sables d'Olonne, un autre de Royan, 1901.

L'espèce s'est répandue dans le Sud-Ouest de la France, toujours en suivant la côte sableuse. Les auteurs modernes confirment sa présence, d'une manière générale, dans le Golfe de Gascogne et même dans le nord de l'Espagne (Flora Europea, Vol.II, p. 216, n° 3). Cette dernière indication qui apparaît pour la première fois dans une flore semble indiquer le sens de la propagation de cette Euphorbe. COSTE (1906, p. 232) cite sa présence dans les Landes, le Dr BLANCHET (1891) dans la région du Boucau et à Tarnos (Pyr. Atl.). ROUY (1910, p. 181) : "paraît même s'y être naturalisée" mais il l'exclut de sa flore. Les auteurs plus récents admettent que désormais on peut considérer que l'E.polygonifolia fait partie de notre flore. Citons BONNIER (1935, T.X., p. 6), FOURNIER (1936, p. 235, n° 1205).

L'écologie de l'E.polygonifolia L. n'a pas fait l'objet de publications jusqu'à ce jour, à ma connaissance. Seul GÉNEAU de LAMARLIERE (1895) donne quelques relevés et les accompagne de commentaires :

" Les dunes de l'embouchure de l'Adour au Boucau (du 1er au 4 août 1895) sont peu élevées et peuvent assez bien se diviser en trois zones distinctes : dans la première, la plus rapprochée de la mer et qui peut être mise en parallèle avec la zone de bordure des hautes marées, si nettes dans la Manche, montre en abondance : Cakile maritima Scop., Honckenya peploides (L.) Ehrh., Euphorbia peplis L., Euphorbia polygonifolia L., Salsola kali L., Salsola soda L., Polygonum maritimum L.

L'Euphorbia polygonifolia L., espèce américaine qui imite parfaitement dans son port l'E.peplis croît côte à côte avec ce dernier. Il m'a paru assez répandu le long du littoral français.

Les espèces que je viens de citer s'écartent peu du bord de l'eau salée (50 mètres au plus). Elles sont mêlées, au moins en partie, aux espèces suivantes qui peuvent s'éloigner davantage du rivage, mais qui sont encore spéciales aux sables maritimes : Alyssum campestre L., Silene Thorei Dufour, Eryngium maritimum L., Galium arenarium Loiseleur, Diotis maritima (L.) Sm., Artemisia crithmifolia, Linaria thymifolia (Vahl.) DC., Convolvulus soldanella (= Calystegia R.Br.) L., Euphorbia paralias L., Pancratium maritimum L., Psamma arenaria, rare, (= Ammophila arenaria (L.) Link., Agropyrum junceum (L.) PB.CC., Festuca sabulicola".

J'ai récolté moi-même, de 1963 à 1970, Euphorbia polygonifolia en diverses localités de la côte atlantique déjà signalées : Cap Ferret et Arcachon (Gironde), Capbreton et dunes de Tarnos (Pyr. Atl.). Elle existe en grande abondance aussi à

Biscarosse et à Vieux-Boucau, localités non encore signalées. Bien qu'halophile, E.polygonifolia se distingue d'E.peplis en ce sens qu'elle pousse sur le sommet de la dune et en arrière de celle-ci, vers l'intérieur des terres. Elle s'avance sur plusieurs centaines de mètres, se raréfiant de plus en plus à mesure que l'on s'éloigne de la mer. Dans le village de Vieux-Boucau elle était dans les rues (tracées dans les dunes). E.peplis pousse exclusivement face à la mer.

Dans son pays d'origine, il semble que l'habitat soit le même : c'est ainsi que FERNALD (1950) mentionne sa présence sur la "côte sableuse et graveleuse au-dessus des hautes mers ou creux des dunes".

Un relevé fait à Tarnos ( 24oct. 1969) dans la zone où se trouve E.polygonifolia m'a permis de distinguer un Festucetum à Festuca arenaria et Artemisia, avec : Linaria thymifolia (Vahl.) DC., Dianthus gallicus Pers., Pancratium maritimum L. Un grand nombre de plantes présentait une forme en coupole surbaissée : Otanthus maritimus (L.) Hoffm. et Link (= Diotis maritima (L.) Sm.), Crithmum maritimum L., Hieracium eriophorum, Euphorbia paralios L., Eryngium maritimum L., Silene maritima With., Lotus corniculatus L., Calystegia soldanella L., Plantago lanceolata L., Sedum acre L., Polygonum maritimum L., Medicago marina L., Thymus serpyllum L.

Liste de quelques localités :

PYRENEES ATLANTIQUES : Le Boucau, terrains militaires derrière les Forges de l'Adour ; très abondant dans le sable de la dune. 20.7.1964, Huguet. Biarritz : Chambre d'Amour, août 1891, h.Fr.(1). Lacanau-Océan, sables près de la gare, en allant vers la mer. 8.8.1920, h.Fr. Biarritz, sables maritimes de la Chambre d'Amour au Boucau. 11.8.1889. LANDES : Biscarosse-plage 20.7.1964 : dune fixée, Huguet. Vieux Boucau : abondant sur la dune en plein village, devant le parc à voitures, Huguet. GIRONDE : Cap-Ferret, extrème pointe du Cap, dans le sable sur la dune et les dépressions, Huguet, 20.7.1964. Lacanau-Océan ... Cap-Ferret, rivage du Bassin d'Arcachon, à la pointe du Cap-Ferret, 28.8.1930, h. Fr. Soulac : sables maritimes, oct. 1903, in WHEELER, Rhodora n° 508, vol. 43, april 1941, p. 121. CHARENTE-MARITIME : Platin de Terre Nègre, près de Royan, août 1901, h.Fr. VENDÉE : Sables d'Olonne oct. 1866, h.Fr. Bords du Tanchet, près les Sables, sept. 1869, h.Fr.

Fig.90

(1)- h.Fr. : herbier de France, Muséum de Paris.

E. PEPLIS L.

E. peplis L.,est présente sur tout le pourtour méditerranéen,uniquement sur le sable des plages.Elle est abondante en Espagne (WILLKOMM et LANGE,1880),sur le
Fig.89 littoral méditerranéen français,où la plupart des auteurs mentionnent sa présence. On la récolte en Corse (de LITARDIERE,1895, COSTE,1906).HEGI (1906) la signale en Italie. Elle est aussi présente dans les Balkans,en Crête,sur les rivages de la Mer Noire,en Crimée ainsi que dans l'ouest et le sud de l'Asie.On la retrouve en Egypte (HERMANN,1956) et dans toute l'Afrique septentrionale: en Tunisie (BONNET et BARATTE, 1846),en Algérie (QUEZEL et SANTA,1962),au Maroc (VINDT,1953).

E.peplis L. appartient aussi au domaine atlantique depuis le Maroc (la limite sud restant à préciser,selon VINDT,1953,p.27)jusqu'en Grande-Bretagne. Elle est commune au Portugal et en Espagne mais se raréfie de plus en plus en remontant vers le Nord.En France on la rencontre assez fréquemment dans le Pays Basque,de Hendaye à la Teste,au Cap Ferret,Arcachon,le Verdon,Les Argentières,Montalivet. Selon LLOYD,1886, cette plante remonterait jusqu'à la Vilaine et serait assez rare au-delà. En effet, GEHU,1964 la récolte à Etel,dans le Morbihan puis à Réthoville et Neuville dans la Manche près de Barfleur. Il y a donc une disparition quasi totale en Bretagne.A partir de la Normandie la plante se raréfie de plus en plus,ainsi que le constatent les auteurs de la"Flora of the British Isles"(CLAPHAM,TUTIN,WARBURG,1952) : " plages de galets,jadis trouvé en belle quantité dans quelques stations du Devon Cornouailles et Iles de la Manche,maintenant presque disparu et se présentant seulement sporadiquement. Des spécimens isolés ont été trouvés dans plusieurs autres localités de Cardigan au Sussex. "

Selon TUEXEN,1950, l'ordre méditerranéen des Euphorbietalia peplis existe donc sur les rivages méditerranéens et atlantiques. Selon GEHU,1964,qui a étudié plus particulièrement les grèves à E.peplis L. dans le nord-ouest français :

> " Ce groupement à Euphorbia peplis des côtes du N.-W. français est à rapprocher de l'association à Euphorbia peplis et Minuartia peploides des côtes landaises,décrite en 1950 par TUEXEN d'après les listes de DURANT et CHARRIER (1911),PAVILLARD (1929) et ALLORGE (1941). Elle s'en écarte cependant par l'absence de la caractéristique régionale Euphorbia polygonifolia , espèce américaine naturalisée depuis longtemps sur le littoral du S.-W. "

De 1963 à 1970,j'ai récolté E.peplis sur les dunes de Tarnos (Pyr.atl.).Cette Euphorbe est très peu abondante et très localisée sur la plage. En août 1971 j'en ai vu quatre pieds,très petits,au Grand Crohot,près d'Arès (Gironde).

A titre d'indication,voici le relevé de quelques localités où pousse E.peplis figurant dans l'Herbier de France du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (pour la France métropolitaine) :

Côte méditerranéenne :

Pyrénées orientales : Perpignan , Herb.Flore française (Bot.,Gall.) donné au Muséum par A.P. de CANDOLLE,1822. Collioure , BASTARD,1821,Herb.HENNECART, in H.Fr.,Cannet, Dr LEBEL , H.Fr., Port-Vendres,PONCHINAT,1851,H.Fr., Paulilles (près de Port-Vendres),Flora Galliae et Germaniae exsiccata de G.BILLOT,1er août 1853 et abbé DUPUY,1er octobre 1878, Collioure,BASTARD,1832, H.Fr.,

Aude : Narbonne-plage ,G.DELORT,1850,H.Fr.

Hérault : Agde,plage, LORET,1869,H.Fr., Montpellier, TULASNE, H.Fr., Sète, GRENIER,14 août 1846, H.Fr., Maguelone "sur les graviers,flèche de sable au sud de Montpellier" ,LACASSIN,30 septembre 1884,H.LORET in H.Fr.,

Alpes maritimes : Antibes,18 octobre 1858 ,H.Fr.

Corse : Bonifacio,les Plages,1880,Plantes de la Corse E.REVERCHON,n°341 Santa Manza,26 juillet 1880,H.Fr., Ajaccio,juillet 1848,M.REQUIEM,H.Fr.

Côte atlantique :

Pyrénées atlantiques : Bayonne, CHEVIGNARD,1849,H.Fr., Bayonne,LENORMAND, 1841,H.Fr.,Le Boucau, terrain militaire,dune du Boucau,derrière les forges de l'Adour, 20 juillet 1964, HUGUET,

Gironde : La Teste-de-Buch,septembre 1852,H.Fr., La Teste-de-Buch,CHANTENAT,1884,H.Fr., Le Verdon,Montalivet,Cadillac, JEANJEAN,1961, Grand-Crohot,HUGUET, août 1971,

Vendée : Ile d'Yeu,sables maritimes,août 1886,H.GUETROT, dune d'Olonne, "sur le bord de la mer", 29 juillet 1854,H.Fr.

Loire atlantique :Le Croisic,sables maritimes,12 août 1868,Saint-Nazaire, LORET,28 août 1886,H.Fr., Pointe Saint-Gildas,août 1844,H.Fr.,

Ile-et-Vilaine : Saint-Coulomb,près de Cancale, ELOY de VICQ,1886,H.Fr.,

Finistère : Penmarch,sables maritimes de Saint-Guénolé,8 août 1908,H.Fr.

Manche : Grandville,LENORMAND,1839,H.Fr.,"Presqu'île de la Manche" (Locus ?) juillet 1847,H.Fr.,

Pas-de-Calais :"Les Baraques" ,près de Calais,"fragment du seul pied remarqué sur les sables du bord de la mer en face des baraques,7 septembre 1878,BAILLON et POISSON,H.Fr.,

Remarque :

Dans son "Catalogue des plantes vasculaires de la Gironde",1961, JEANJEAN signale la présence d'E.peplis à Cadillac,petite localité située à environ 20 kilomètres en amont de Bordeaux.Cette observation peut être rapprochée de celle de HEGI,1906, qui mentionne E.peplis comme adventice à Mannheim et celle de FIORI et PAOLETTI ,1899, qui rapportent que cette plante peut remonter le long des grands fleuves,parfois assez loin,en particulier le long du Pô,dans les provinces de Pélésine et à Mantoue.

E.CHAMAESYCE L.

Selon les auteurs,E.chamaesyce L. est une plante circumméditerranéenne répandue de la péninsule ibérique jusqu'aux pays aralo-caspiens et peut-être au-delà. Dans l'état actuel de nos connaissances,on doit considérer que cette plante est une espèce collective encore insuffisamment étudiée. Très polymorphe,elle comprend certainement de "petites espèces" qu'il y aurait lieu d'individualiser. C'est avec cette réserve que je donne les localités suivantes:

Fig. 85 Aude : Narbonne, 1850,H.Fr.

Hérault : Montpellier,septembre 1834,vignes,H.Fr., Montpellier,Port-Juvénal,H.Fr.

Gard : Auduze,18 septembre 1861,H.Fr., Aunessas (2Km du Vigan),vignes,H.Fr.

Bouches-du-Rhône : Marseille (var. massiliensis),juin 1850, étang de Marignanne,septembre 1857,

Var : Toulon,champs au Cap Brun(près de Toulon),août 1856,H.Fr., Saint-Vallier (var.canescens),

Alpes maritimes : Nice,1836, marais d'Antibes (var.canescens), Saint-Jean-Cap-Ferrat ,jardins de la villa "Les Cèdres" (M. MARNIER-LAPOSTOLLE),23 juillet 1954 P.JOVET, Beaulieu-sur-mer,sur une terrasse de jardin"La Léonina",23 juillet 1954, JOVET, Nice,quartier Bornala chez AUSSIER,cultures d'oeillets,17 juillet 1954,JOVET, Cap d'Antibes,dans le jardin de PRAT,24 juillet 1954,JOVET,

Corse : Corte,11 août 1849,H.Fr.

Lozère : Mende,H.Fr.

Basses-Alpes : Digne,GRENIER,avril 1851,H.Fr.

Aveyron : station 9,Monteiles,canton de Noyon "sur le ballast du chemin de fer",août 1873,H.du Dr BRAS,Villefranche d'Aveyron,in H.Fr., Vallée de la Dourbie entre Nant et Saint-Jean-du-Bruel (altitude 520 m),8 septembre 1892,

Drome : Romans,1846, H.Fr.

Lot-et-Garonne : Agen "vignes caillouteuses et sablonneuses"

Gironde : Bordeaux,allées du jardin botanique et jardin public,15 septembre 1913,A.BOUCHON, H.Fr., Bordeaux,champ sablonneux,août 1849,H.Fr.

Vienne : Moulin-aux-Dames (près de Chauvigny) "dans la partie du parc située entre la route de Châtellerault et le lit de la Vienne,dans les allées et plate-bandes formant terrasse au-dessus de la rivière" (LEMESLE,1950)

E.chamaesyce L. peut encore se trouver dans quelques jardins botaniques tels Paris (Muséum) , Angers (jardin de la Faculté de médecine et de pharmacie) où elle est connue depuis plus d'un siècle.

# C H A P I T R E V

## CONCLUSIONS A L'ETUDE DE L' ECOLOGIE DES EUPHORBES PROSTREES

L'écologie des Euphorbes prostrées est particulière:les espèces introduites se comportent comme les espèces indigènes ,elles ont les mêmes exigences écologiques;elles sont à la fois rares et localement abondantes . Les quatre espèces sur lesquelles porte plus spécialement cette étude : E.maculata , E.serpens , E.jovetii , E.humifusa ont colonisé une aire déjà assez étendue ce qui permet de dresser les premiers relevés.

Ces relevés sont difficiles à établir car les plantes vivent en général isolées dans les jardins publics,les cimetières (E.maculata,E.humifusa) sur les espaces dénudés,chemins,talus,installations portuaires (E.serpens , E.jovetii ); E.polygonifolia et E.peplis sont des plantes de dunes.

Les Euphorbes prostrées ne poussent que dans les espaces où la concurence est moindre et ,de ce fait,elles peuvent recevoir un éclairement maximal.Ce sont des plantes de jour long.Elles apparaissent en juin et disparaissent avec les premières gelées.On les trouve dans les allées de jardins,dans les bâches des horticulteurs préparées pour les semis.les graines germent avec une très grande facilité (de 1 à 3 jours).En 5 à 6 jours ,les premières graines de la nouvelle génération apparaîssent (E.maculata). Ainsi,l'implantation sur un terrain nouvellement nettoyé par le jardinier est très rapide.Cela explique que la plante puisse se développer entre deux nettoyages et qu'on la trouve seule sur le sol. Les Euphorbes prostrées colonisent aussi les lieux les plus inhospitaliers,comme les espaces entre les dalles d'un trottoir,la boue accumulée dans un caniveau,les pierres tombales disjointes ( " entre les pavés... résistant à tous les nettoyages ....,écrivait TOUTON à P.JOVET,lettre inédite,1957) suppor-

tant les mutilations,le piétinement,le sarclage et même le désherbage chimique.

Les Euphorbes prostrées aiment un sol caillouteux,bien draîné et riche (Rapport C/N compris entre 13 et 18 ).(1) Il leur faut une lumière intense.C'est pourquoi on les trouve dans les jardins botaniques et privés,les cimetières dont la terre est enrichie en azote et matière organique. Peu importe alors que le substrat soit du terreau,de la terre ou du sable.

E.jovetii semble s'écarter de ces conditions.Elle pousse sur une aire très localisée,limitée aux dépôts de scories,mâchefer. Le rapport C/N = 40 est très défavorable à la croissance des plantes,ce qui explique le caractère particulier de la végétation compagne :sorte de friche ouverte aux individus chétifs et espacés. E.maculata,en particulier,y est totalement éliminée. Par période de pluie,ces Euphorbes peuvent être recouvertes de plusieurs centimètres d'eau,ce qui indique que la couche sous-jacente est très dure,compacte,imperméable.

E.serpens s'accomode de ces conditions et croît en compagnie d'E.jovetii. Elle semble donc indifférente à la richesse du terrain puisqu'elle pousse aussi bien avec E.maculata .

Le pH du substrat est le plus souvent voisin de la neutralité :7,2 à 8,3, voire acide ( 6,2 à Saubusse ). Ces Euphorbes poussent aussi bien en terrain riche ou contenant des carbonates,comme le montrent les essais faits à l'acide chlorhydrique.Au Boucau,elles subissent l'action des gaz qui s'échappent de la cimenterie, des usines et elles sont entièrement recouvertes de poussière de ciment.

Les Euphorbes prostrées appartiennent à une végétation ouverte,sorte de friche à microclimat souvent rude. La surface du sol ensoleillé est portée à une température suffisamment élevée pour qu'on ne puisse pas la supporter pieds nus. Faut-il y voir une relation avec la présence de la gaine parenchymateuse qui entoure les faisceaux libéro-ligneux de la feuille ?
En résumé,ces Euphorbes représentent une végétation pionnière qui tend à survivre après s'être implantée dans un territoire qui n'est pas celui de son origine.

Cette étude est seulement préliminaire.Je n'ai visité le Pays Basque (pays d'élection des Euphorbes prostrées) que pendant la période des vacances universitaires où,précisément,les Euphorbes sont développées et peuvent être récoltées dans

---

(1) sauf E.jovetii ,cf p.169.

la nature. Il est cependant évident que pour faire une étude aussi exhaustive que possible, il serait souhaitable que les relevés fussent faits pendant une période correspondant à une année entière. Or, les Euphorbes prostrées n'existent que de la fin du mois de juin à novembre. Les relevés que l'on peut faire, en l'absence de ces plantes, peuvent prêter, ici, à des critiques.

Il serait intéressant, cependant, de voir si, dans certains cas, les Euphorbes prostrées n'appartiendraient pas à un faciès estival d'une association définie.

*

* *

# CONCLUSIONS GENERALES

Dans ce travail,je me suis proposé d'apporter une contribution à l'ét de des Euphorbes prostrées de la section Anisophyllum.

Ces Euphorbes posent des problèmes taxinomiques et écologiques particulièrement complexes. Je me suis limité aux six espèces croissant en Europe et plus particulièrement en France,auxquelles il faut ajouter une espèce nouvell découverte au Boucau (Pyr.atl.) afin d'une part de résoudre la taxinomie et nomenclature embrouillées de l'Euphorbia maculata L. , d'autre part de mettre a point une méthode biométrique d'application générale.

Je pense avoir montré que l'Euphorbia maculata de Linné est bien une Euphorbe prostrée,contrairement à l'opinion de certains auteurs,et que ce nom doit être conservé,comme l'ont fait les auteurs de la Flora Europaea . . E.nutans Lag., avec laquelle les auteurs américains veulent la confondre,est une toute autre plante,dressée.Il convenait,avant d'entreprendre l'étude détaillée d'E.maculata L.,plante très polymorphe et discutée,d'avoir une idée aussi exacte que possible de son identité.

Des problèmes de taxinomie et de nomenclature se posent encore pour d'autres Euphorbes prostrées,notamment pour E.chamaesyce L. dont l'étude est en cours et que j'ai volontairement écartée de ce mémoire.

Les Euphorbes prostrées ont un mode de ramification particulier en rapport avec la prostration. Le bourgeon apical,après avoir donné les deux premières feuilles épicotylées,avorte. Le premier noeud ainsi formé est si court que la base des deux premières feuilles épicotylées semble située dans le même plan que les deux cotylédons. Les deux bourgeons subapicaux placés à l'aisselle des cotylédons se développent à leur tour pour donner deux tiges principales opposées dont l'une se développe avant l'autre. Les tiges supplémentaires se forment à partir de bourgeons adventifs naissant à l'extrême base des deux tiges principales.

Le rameau des Euphorbes prostrées,en général,est à croissance définie: son bourgeon apical,après avoir donné un seul entrenoeud que terminent deux feuilles opposées,produit une cyathe. Les deux bourgeons axillaires se développent pour donner un dichase à rameau privilégié. Tous les rameaux privilégiés se placent dans le prolongement l'un de l'autre pour constituer un axe plus important qui semble être " principal " ou encore "d'ordre 1 ". Le même phénomène

se répète pour les ramifications sympodiales successives de sorte qu'il se construit un système d'axes à allure monopodiale. D'ailleurs un premier examen rapide des feuilles montre que celles-ci obeissent à cette hiérarchisation des rameaux et que tout se passe comme s'il y avait des feuilles caulinaires d'ordre 1,des feuilles d'ordre 2 ... ce que l'étude biométrique confirme. Ces axes d'ordre 2 se placent de part et d'autre de l'axe d'ordre 1,alternativement à droite et à gauche. De la même manière les axes "d'ordre 2" donneront des axes"d'ordre 3" etc. L'ensemble prend l'aspect d'une ramification sympodiale dichasiale à rameau privilégié.

En éclairage expérimental de jour long (16 heures par jour) la plante réduit le nombre de ses rameaux d'ordre 2 qui tendent vers la forme sympodiale monochasiale. En éclairage de jour court (8 heures par jour) la plante ne développe que l'axe principal d'ordre 1. La ramification est devenue monochasiale pseudomonopodiale.

Si les Euphorbes prostrées poussant en France restent l'objet de mes recherches,c'est toutefois E.maculata L. que j'ai choisie pour la soumettre à l'étude statistique. En effet,la mise au point de la programmation a été très longue à établir. Il est évident que,maintenant,l'étude des autres Euphorbes de la section Anisophyllum sera faite plus rapidement.

La simple observation morphologique des feuilles permet de mettre en évidence l'existence d'un gradient axial. L'enveloppante de l'ensemble des feuilles dessine deux triangles opposés par leurs base et dont les sommets respectifs occupent le sommet de la tige et le collet. L'ensemble dessine un"cerf-volant" . Il y a donc deux gradients opposés à partir de la base de ces deux triangles, l'un basifuge en direction de l'extrémité de la tige,l'autre basipète,dirigé vers le noeud cotylédonaire.

La forme du limbe a particulièrement retenu mon attention et j'ai été conduit à définir un certain nombre de paramètres dont les valeurs,mesurées sur une grande quantité de feuilles,ont été soumises à l'analyse d'un ordinateur. C'est ainsi que j'ai pu tracer de la feuille d'E.maculata un véritable portrait-robot et montrer que le limbe varie d'une limite inférieure à une limite supérieure,apparemment fort dissemblables. Entre ces deux limites peuvent s'inter-

caler toutes les formes de feuilles rencontrées sans en excepter une se
En effet,la limite inférieure qui s'éloigne beaucoup de la feuille caulinai
classique que l'on est accoutumé de considérer est représentée par les feuil
situées au voisinage du noeud cotylédonaire et par les feuilles épicotylées.
Les feuilles caulinaires moyennes de la plante correspondent sensiblement à l
limite supérieure de la variation. Celles du sommet se rapprochent de la val
moyenne.

Cependant la forme du limbe peut varier d'une feuille à l'autre selon la position de la plus grande largeur de chaque demi-limbe (position du point de tangence).

La comparaison deux à deux des divers paramètres permet d'établir ent eux des coefficients de corrélation dont certains sont particulièrement instructifs. L'on sait que lorsque le coefficient de corrélation est égal à 1,la corr lation entre les deux paramètres est parfaite. Le calcul de ces coefficients partir des mesures des paramètres choisis montre que leurs valeurs restent voi sines de l'unité,ce qui veut dire qu'un paramètre donné ne peut pas varier dans un sens ou dans un autre sans entraîner corrélativement la variation de l'autre De cette manière,tous les paramètres agissant de même,la figure qui résulte la variation reste homothétique de celle qui l'a engendrée.

C'est précisément grâce à l'étude du coefficient de corrélation que pu déceler une espèce nouvelle, Euphorbia jovetii , qui pouvait apparaît une forme un peu aberrante d'E.maculata .

L'étude du photopériodisme m'a permis de voir comment la plante réagi aux conditions extrêmes d'éclairement. E.maculata est une plante de jour long, j'ai donc fourni un éclairement continu de 16 heures par jour qui correspond à l'éclairement reçu pendant le solstice d'été et parallèlement un éclairement de 8 heures par jour qui correspond au solstice d'hiver,à une époque où cependant la plante ne pousse pas dans la nature.

En jour long,la plante est dressée et prend un aspect étiolé,à rameaux plus allongés que pour la plante qui pousse dans la nature,notamment les rameau d'ordre 2. Les rameaux d'ordre 3 restent à l'état d'ébauches.

La plante de jour court reste naine,seules les feuilles caulinaires se développent.L'étude statistique montre qu'il n'est pas possible de tracer une limite inférieure de la variation. Ces feuilles sont comparables dans leur mor-

phologie et leurs dimensions aux feuilles d'ordre 3 de la plante poussant dans la nature. L'étude des coefficients de corrélation,seule,a permis de déceler, dans la feuille de la plante ayant poussé en éclairement de 8 heures des perturbations importantes de sa partie dissymétrique.

La denture des feuilles d'E.maculata L. n'est pas une découpure du bord du limbe mais de petites excroissances disposées sur la bordure transparente du limbe.

Quant au nombre et la répartition des dents ainsi définies,il ne semble pas que les auteurs aient abordé ce problème. Le nombre et la répartition des dents ne sont pas constants. L'étude biométrique de leur distribution sur la feuille dans les quatre espaces que j'ai distingués par demi-feuille m'a permis de constater que le nombre des dents varie selon les espaces avec l'ordre de la feuille et avec l'éclairement.

Les dents situées sur le bord externe de la feuille sont placées sur le milieu de l'épaisseur du limbe et sont très visibles,tandis que celles situées sur le bord interne sont placées dans la moitié supérieure de l'épaisseur du limbe et se confondent avec la bordure. Elles sont alors invisibles,ce qui explique que la plupart des auteurs décrivent les feuilles comme dentées sur un bord et non dentées sur l'autre.

La dissymétrie de la base de la feuille est un caractère important puisqu'il a servi à désigner la section Anisophyllum créée par HAWORTH. Aussi ai-je cru utile d'en faire une étude détaillée en utilisant la méthode statistique et l'ordinateur.

Il est apparu que l'équation de la courbe dessinant l'auricule pouvait être assimilée à une parabole ou à des arcs de paraboles dont la pente (le coefficient $a$ ) varie en fonction de la position topographique sur la plante ; $a$ croît en fonction de l'ordre des rameaux , il varie aussi en fonction de l'éclairement : par rapport à la plante ayant poussé dans la nature, $a$ sera plus faible si l'on augmente l'éclairement,ce qui signifie que la dissymétrie de la feuille augmente. Par contre si l'on diminue l'éclairement, $a$ augmente considérablement au point que l'arc de parabole tend vers une droite. Par le fait même, les deux bords de la feuille deviennent pratiquement symétriques.

L'organisation de la cyathe ,chez les Euphorbes prostrées , ne pr[illegible]te pas de particularité qui puisse la distinguer de la cyathe des autres Eup[illegible]bes. Toutefois la présence d'un disque hypogyne développé chez quelques espèc[illegible] est digne d'intérêt. Ce disque hypogyne est un bourrelet polygonal chez plusie[illegible] espèces mais chez E.peplis et surtout chez E.serpens il a nettement l'aspect d'un périanthe,confirmant ainsi,s'il en était besoin,que la partie centrale [illegible] la cyathe,c'est-à-dire le pistil,est bien une fleur femelle et non un ovaire.

L'examen des styles et des stigmates permet de faire une distinction entre les espèces.

J'ai étudié tout spécialement les graines,organes trop souvent négligés par les taxinomistes et qui apportent cependant des renseignements très [illegible]téressants. Une étude statistique m'a permis,grâce à l'ordinateur,de caractériser avec précision les graines des six espèces et de proposer une méthode simple et rapide permettant d'éliminer une espèce douteuse ou de contrôler l'ho[illegible]généité d'un lot de graines. C'est ainsi que j'ai pu montrer,après que P.JOVET l'eut fait pour les feuilles,que l'E.pseudo-chamaesyce Fisch.et Mey. est [illegible] E.maculata L. simplement par l'examen de ses graines. Cette méthode est utile dans le cas d'un lot hétérogène de graines.

L'étude de l'anatomie des plantules m'a d'abord conduit à examiner les étapes de la germination des graines avec les premiers stades du développement,puis j'ai abordé les problèmes concernant la structure interne ,plus particulièrement le passage de la racine à la tige.

La racine a une structure triarche qui devient tétrarche dans l'hypocotyle.L'accélération basifuge est moyenne. La particularité intéressante consiste dans l'arrangement des convergents.

Des trois unités conductrices A , B , C , de la racine,deux seulement constituent le système fondamental de la plantule : A et B . L'une d'elles A se poursuit entièrement dans la nervure centrale du cotylédon B mais après avoir détaché,au tiers inférieur de l'hypocotyle,un faisceau D qui devient le symétrique de C par rapport au plan médian cotylédonaire. La portion restante de B et l'unité A ,complète,se poursuivent directement dans le cotylédon correspondant pour donner la nervure médiane du cotylédon. Le liber de ce faisceau collatéral,médian cotylédonaire,est le prolongement,dans le cotylédon, de l'unique massif libérien sous-jacent correspondant dans l'axe de la plantule. Un tel phénomène n'est pas fréquent.Il en résultera une curieuse asymétrie qui caractérise si bien la section Anisophyllum.

Les deux convergents intercotylédonaires proviennent chacun de la fusion de deux faisceaux représentant l'un une nervure latérale du cotylédon A ,l'autre une nervure latérale du cotylédon B ,si l'on considère la plantule de haut en bas. Le convergent C conserve ensuite une parfaite autonomie dans l'hypocotyle de la racine. Le convergent D ,au contraire,vient s'unir au convergent médian cotylédonaire B vers le tiers inférieur de l'hypocotyle d'où passage d'une structure tétrarche à une structure triarche.

L'anatomie de la plante adulte a été examinée. On peut noter la dissymétrie de l'anneau ligneux dans la tige comme dans la racine dont l'axe du pachyte est excentré. Tout à fait remarquable aussi est la gaine parenchymateuse périfasciculaire dans les feuilles. La signification de cette gaine est énigmatique. Elle joue peut-être le rôle de parenchyme aquifère. En effet,ces Euphorbes poussent dans des endroits arides en contact avec le sol et en pleine lumière. La température au niveau du sol est beaucoup plus importante que dans l'air ambiant. La nature du substrat :mâchefer,trottoirs,allées de jardin souvent dépourvus de végétation,a un aspect aride et dénudé. On peut penser que ce parenchyme aquifère aurait,dans ces conditions,un rôle protecteur contre la chaleur et la dessication.

Pour une plante annuelle,la diversification du bois montre que cette plante appartient à un groupe évolué. J'ai retrouvé,en particulier,tous les stades de passage entre la trachéide vraie et les éléments de vaisseaux parfaits à perforations plates sous la forme de trachéides ouvertes qui,si elles ont été signalées dans le bois de différents arbres,n'ont jamais été signalées dans les plantes herbacées. On peut imaginer une évolution déplaçant la perforation d'abord très nettement latérale jusqu'à la portion terminale dans l'élément parfait de vaisseau.

L'écologie des Euphorbes prostrées est difficile et nécessite un travail s'étendant sur plusieurs années et couvrant plusieurs saisons. Les premiers résultats montrent que ces Euphorbes poussent en jour long sur des terrains dénudés où l'ensoleillement est maximal et la concurence nulle. Elles poussent ainsi en solitaires. Dans ces conditions,les plantes accompagnatrices appartiennent à une végétation ouverte,comprenant surtout des plantes annuelles,éparses, pionnières,laissant entre elles de grands espaces occupés par les Euphorbes. Le sol le plus fréquemment occupé est de texture sableuse à gros éléments caillouteux. Ces plantes aiment un sol dur,piétiné et elles supportent des mutilations

diverses : arrachages , désherbants. La petitesse de leurs graines et la rapidité de leur germination font qu'elles résistent à tous les traitements. E.maculata que l'on trouve actuellement dans la plupart des jardins botaniques a aussi colonisé les cimetières. Il peut arriver qu'elle contracte association avec quelques plantes . Comme l'écrivait P.JOVET,en 1965 (Colloque des mauvaises herbes à Grignon) :

" l' Euphorbia maculata L. apparaît dans les allées sablées,dans certaines cultures sarclées,mais aussi dans les rues,utilisant la fente qui sépare la base des murs du revêtement continu du trottoir; il étale aussi ses rameaux feuillés dans la pelouse à Lolium perenne,Poa annua , Trifolium repens . Il peut donc supporter une légère compétition sur place. Les rameaux rayonnants autour d'un pivot et les graines sont très nombreuses ".

E.serpens et E.jovetii ont une écologie voisine de celle d'E.maculata. De même E.humifusa cohabite souvent avec elle (à Tours,à Bordeaux).

E.peplis et E.polygonifolia sont des plantes de dunes. La première est exposée au vent du large,face à la mer,la seconde pousse sur le versant opposé de la dune,protégé du vent par la crête dunaire. Leur écologie,à peine amorcée, est en cours d'étude.

Un important index bibliographique termine ce mémoire. Peut-être trouvera-t-on que cette liste n'est pas exhaustive. J'ai cru devoir mentionner non seulement les ouvrages cités dans le cours de ce travail,mais aussi des publications que j'ai consultées et qui peuvent avoir quelques rapports avec les Euphorbes.

J'ai conscience que ce mémoire est très imparfait,le plus gros reproche qui peut être fait n'est-il pas celui de n'avoir étudié que peu d'espèces et d'avoir plus spécialement porté mes efforts sur une seule ? C'est que j'ai voulu avant tout mettre au point une méthode biométrique appliquée à la taxinomie qui fait appel à des procédés exigeant un temps très long. Cette méthode permet d'envisager , assez rapidemant et simplement,à l'aide des programmations qui ont été établies pour E.maculata ,l'étude systématique d'un groupe qui reste complexe. Mais d'autres problèmes restent posés. La phyllotaxie est à faire, ainsi que l'étude de problèmes de physiologie s'appuyant sur les données anatomiques. Ce mémoire,dans l'état actuel représente une manière d'introduction à un travail beaucoup plus vaste intéressant tout ce groupe des Euphorbes prostrées restées jusqu'alors méconnues.

+

+ +

# B I B L I O G R A P H I E

AITON W., 1789 - Hortus Kewensis or a Catalogue of the plants cultivated in the Royal botanic Garden at Kew, 2 ,ed.1,1789;ed.2,1810-1813. Londres

ASSAILLY (Dr) A., 1949 - Détermination anatomique des Euphorbiacées françaises. Monde des plantes,1949,n°255 :5-6 et n° 260-261 :39 et n°262:50.

BAILLAUD L., 1969 - Voir CHAMPAGNAT R., OZENDA P. , BAILLAUD L.

BAILLON H., 1858 - Etude générale du groupe des Euphorbiacées; 1 vol.texte et 1 atlas.

BAILLON H., 1874 - Détails sur l'organisation des laticifères chez les Euphorbiacées.Histoire des plantes.Hachette,V : 108-109 et 159-160.

BARRATTE G., 1896 - Voir BONNET E. et BARRATTE G.

BARRANDON A., 1876 - Voir LORET et BARRANDON.

BATTANDIER J.A. et TRABUT L., 1902 - Flore analytique et synoptique de l'Algérie et de la Tunisie.Alger.

BEAUJE A., 1968 - Contribution à l'étude du Chenopodium album et des espèces voisines.Thèse de Doctorat d'Université.Paris.

BECK VON MANNAGETTA , 1892 - Flora von Nieder-Österreich , 2 (1).Vienne.

BECQUEREL P., 1913 - L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin. Ses conséquences pour certaines théories de l'anatomie classique. Bull.Soc.Bot.Fr.,Paris,60, 13 mars 1913 : 177-186.

BECQUEREL P., 1922 - La découverte de la phyllorhize.Ses conséquences pour la morphologie et la biologie des plantes vasculaires. Rev.gén.Sc.,Paris, 33 , 28 février 1922 :101-110.

BERHAUT J., 1954 - Flore du Sénégal. 1ère éd.:1954 ; 2e éd.:1967.

BINZ A. et THOMMEN E., 1953 - Flore de la Suisse (y compris les parties limitrophes de l'Ain et de la Savoie).Lausanne.

BLANCHET (Dr), 1891 - Catalogue des plantes vasculaires du sud-ouest de la France. Bayonne, 1891:124.

BOISSIER E., 1862-1866 - Euphorbiaceae Euphorbieae in DC.Prodr.Syst.nat.regn. veget., 15 (2),p.3-188 et 1261-1269.Paris.

BONNEMAIN J.L., 1963 - Sur les particularités histologiques du xylème des Solanacées.
C.R. Acad.Sc. t.256,1963:4072.

BONNET E. et BARRATTE G., 1896 - Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie p.379

BONNET E., 1895 - Géographie botanique de la Tunisie. Journ.de Bot.t.IX,p.347.

BONNIER G., 1912-1935 - Flore complète illustrée en couleurs de France,Suisse et Belgique.Paris.

BOREAU A., 1849 - Flore du centre de la France,t.II : 452-453.

BOUBY H., 1956 et 1957 - A propos d'une Euphorbe couchée
Monde des plantes n° 320 déc.1956,p.27
Monde des plantes n° 321 janv. mars 1957,p.2.

BOUCHARD J., 1956 - Plantes nouvelles ou peu signalées dans le département du Var. Bull.Soc.Bot.Fr., 109 (9-10) :619-624.

BOULOUMOY L., 1930 - Flore du Liban et de la Syrie, 1 vol. texte + 1 vol. planches.Paris.

BOUREAU E., 1954 - Anatomie végétale. L'appareil végétatif des Phanérogames. P.U.F., I : 158-209.

BREISTROFFER M., 1953-1954 - Les limites septentrionales de l'extension de la flore méditerranéenne dans la Drôme et l'Ardèche. Mémoire Soc.Bot.Fr., 1953-1954 : 62-95. Paris.

BRIQUET J., 1935 - Voir LITARDIERE (de) R.

BRITTON N.L. and BROWN A., 1913 - An illustrated flora of the Northern United States,Canada and the British possessions, 2 ,p.462.New-York.

BUCHET S., 1925 - L'hypocotyle. Bull.Soc.Bot.Fr.,t. 72 :115-117.

BUTCHER Roger W., D.Sc.,F.L.S. - A new illustrated British flora.London Leonard Hill (books) limited Eden Street,London,N.W.1,2 000 fig.part I. E.peplis ,p.109,fig.287,p.929.

CABRERA Angel Lulio, 1953 - Manual de la flora de los Alrededores de Buenos Aires. p.285,fig.96.

CARIOT (Abbé) et SAINT-LAGER (Dr), 1897 - Botanique élémentaire descriptive usuelle.Flore descriptive du Bassin moyen du Rhône et de la Loire. Lyon,E.VITTE,3 place Bellecourt,8e éd.,p.723.

CELAKOVSKY L. J. 1872 - Noch ein Versuch zur Deutung der Euphorbien-Blüten Flora,55,n° 10 : 153-158.

CHAMPAGNAT R., 1961 - Recherches de morphologie descriptive et expérimentale sur le genre Linaria .
Paris,Masson,éd.

CHAMPAGNAT R. , OZENDA P. , BAILLAUD L., 1969 - Précis de sciences biologiques. Biologie végétale,III,p.158-162.

CHASSAGNE (Dr) M., 1956 - Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins. t.I :289-290.

CHAUVEAUD G., 1891 - Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère. Ann.sci.nat.,7e sér.Bot., 14 (1-2) :1-160,8 pl.h.t. Paris.

CHAUVEAUD G., 1911 - L'appareil conducteur dans les plantes vasculaires et les phases principales de son évolution.
Ann.Sci.nat.,Paris,9e sér.,13, p.113-438.

CHOPINET R., 1942 - Notes sur quelques Euphorbes de la section Anisophyllum Bull.Soc.Fr.d'Echanges des plantes,n°3,p.10.

CHOPINET R., 1950 - Contribution à l'étude de la flore adventice de la région méditerranéenne.Sur les espèces du genre Euphorbia ,section Anisophyllum ,naturalisées ou en voie de naturalisation. Bull.Soc.Bot.Fr.,97 ( 10 ) ,77e sess.extr. (Alpes Maritimes et Ligures) :132-140.

CLAPHAM A.R., TUTON T.G., WARBURG E.F. 1952 et 1958 - Flora of the British Isles Cambridge at the University Press.1958. First ed.1952 reprinted with corrections 1957-1958. Section Anisophyllum :681-683. Illustrations,II,Peplis pl.66,n°811.

COLOMB G., 1887 - Recherches sur les stipules. Ann.Sci.nat.,7e sér.,Bot., 6 , p.1-76.

CONSTANTIN M.J., 1887 - Observations sur la flore du littoral (suite) Journal de Bot.t.I,p.27 ,note infra (E.polygonifolia à Soulac)

COSTE (Abbé) H., 1906 - Flore descriptive et illustrée de la France,de la Corse, et des contrées limitrophes,3 vol.,Paris. Euphorbes prostrées :vol.III,p.231.

COURCELLE R., 1935 - Quelques plantes adventices ou naturalisées dans le département de la Mayenne. Monde des plantes,n° 211,p.5.

CROIZAT L., 1936 - On the classification of Euphorbia : I- How important is the cyathium ? Bull. Torr.bot.Club, 63 , p.525-531. Lankaster (U.S.A.).

CROIZAT L., 1938 - Glands of the Euphorbiaceae and of Euphorbia. Chron.Bot.4,p.512-514.

CROIZAT L., 1962 - Typification of "Euphorbia maculata" L. A restatement and a conclusion. Webbia,Ital.,17, n°1 p. 187-205.

DANDY J.E. et STEARN W.T., 1961 - What is Cynoglossum lusitanicum L. ? Agron.lusitana, 23 , n° 1,16-18.

DARLINGTON C.D. et WYLLIE A.P., 1955 - Chromosome atlas of flowering plants. London.

DAUPHINE A., 1923 - Sur la présence de vaisseaux primaires superposés et centrifuges dans la racine. Bull.Soc.Bot.Fr. t.70 p.73-77,1 pl.,2 microphotos.

DAUPHINE A., 1936 - Au sujet des travaux récents sur l'appareil conducteur des Phanérogames. Bull.Soc.Bot.Fr.,Paris, 83 , p.185.

DAVEAU J., 1885 - Euphorbiacées du Portugal. Bol;Soc.Broteriana,t.III p. 5-37.

DAVEAU J., 1926 - Le Monde des Plantes,n°46,p.1.

DEBRAY M. et SENAY P., 1932 - Bull.mens. de la Société linnéenne de la Seine maritime. 18e année,n°1,janvier 1932,p.34-35.

DEHAY Ch., 1935 - L'appareil libero-ligneux foliaire des Euphorbiacées. Ann.Sci.nat.,sér.X,Bot.,XVII p.147-290,4 pl.,fig.

DIDEROT et D'ALEMBERT , 1786 - Encyclopédie méthodique.Euphorbes prostrées: n° 30,33,37,41,42,43.

DINSMORE J.E., 1933 - Flora of Syria,Palestine and Sinaï de G.E. POST, éd. 2, 2 ,p. 491-509. Beyrouth.

DORSTAL J., 1950 - Flore tchèque . E.humifusa :p.934,n°1320 ; E.chamaesyce n° 1321 ; E.maculata n° 1322.

DUBY E., 1828 - Botanicon Gallicum,éd.2 , 2 , Paris,p.412.

DUCHAIGNE A., 1951 - Le passage de la racine à la tige chez les Dicotylédones devant une nouvelle étude de leur ontogénie vasculaire. Thèse de Doctorat d'Etat,Poitiers,1944.

DUCHAIGNE A., 1965 - Sur les particularités histologiques de l'Ulmus campestris 90e congrès des Sociétés savantes,Nice,1965,t.2,p. 305.

ELISEI F.G., 1933 - Osservazioni sull'ontogenesi dell'apparato cribro-legnoso in Mesembryanthemum (Rendi conti R.Accad.nazion.dei Lincei, s.6, 17 , p.579.)

ELISEI F.G., 1936 - Ricerche sui rapporti tra lo xilema alterno e lo xilema collaterale (Atti Istituto Bot.Pavia,s.4 ,9 , p.11-121)

EMBERGER L., 1931 - Eléments de morphologie florale,Paris,102 p.

EMBERGER L., 1951 - L'origine de la fleur.
Experientia,VII, 5 , p.161-168.

EMBERGER L., 1952 - La valeur morphologique et l'origine de la fleur (à propos d'une théorie nouvelle).
Colloque international sur l'évolution et la philogenèse chez les végétaux.Ed. C.N.R.S.,Paris,p.279-360.

ESPANA M. Losa, 1946-1947 - Algo sobre especies espanolas del género "Euphorbia".
Anales del Jardin Botanico de Madrid,1946,7,(paru en 1947) p.357-431,13 cartes.

FERNALD Merritt Lyndon, 1950 - Gray's Manual of Botany,8th ed. New-York,etc. American Book Cy,p.970.

FIORI A. et PAOLETTI G., 1899 - Flora analitica d'Italia, 2 ,p. 273-289.
Tipographia del Seminario,Padoue.

FIORI A., 1925-1929 - Nuova Flora analitica d'Italia, 2 ,p;167-190.Florence.

FLORA REPUBLICII POPULARE ROMANE -1953 - Redactor principal :Acad.Traian SAVULESCU. II,p.302.

FOSBERG F.R., 1946 - Typification of "Euphorbia maculata"
Rhodora 48 ,p.197-200.
- - 1947 - Bull.Terr.Cl.74 p.332-333.

FOSTER Adriance S. et GIFFORD Ernest M., 1959 - Comparative morphology of vascular Plants ,p.450. Freeman and Cy San Francisco,California.

FOURNIER P., 1936 - (nouveau tirage,1961).Les quatre flores de la France,Corse comprise,etc.
Lechevalier éd.

GATIN C.L., 1924 - Dictionnaire aide-mémoire de botanique.
P.Lechevalier éd.

GAUCHER L., 1902 - Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées.
Ann.Sci.nat.,8e sér., 15 , p.161-309. E.prostrées ,p.179.

GAUSSEN H., 1952 - La notion de surévolution.
Ann.biol., 28 ,p. 295-300.

GAUSSEN H., 1952 - L'évolution pseudo-cyclique. Colloque international sur l'évolution et la phylogenèse chez les végétaux.
Ed.C.N.R.S.,Paris,p.207-220.

GAYRAL P. et VINDT J., 1961 - Anatomie des végétaux vasculaires.
G.Doin,éd.

GEHU J.M., 1964 - Observations sur quelques grèves à Euphorbia peplis dans le nord-ouest de la France.Ecologie et phytosociologie. Bull.Soc.Bot.Nd de la Fr., 17 , n°2,p. 77-85.

GENEAU DE LAMARLIERE L., 1894-1895 - Notes sur la flore maritime des environs de Quinéville (Manche). Bull.Soc.Bot.Fr.,t.XLI,1894,p.133;t.XLI,1894,p.612;t.XLII,1895, p.39.

GENEAU DE LAMARLIERE L., 1895 - Etude sur la flore maritime du Golfe de Gascogne.Liste des localités visitées. Rev.gén. Bot.,t.7,p.438-446 et 503-524.

GIFFORD Ernest M., 1959 - Voir FOSTER A.S. et -.

GILLET M. et MAGNE J.H., 1879. Nouvelle flore française. 4e éd.revue et corrigée,p.427-428.Fig.p.429,pl.LXIII.

GLEASON Henry A., 1958 - The new Britton and Brown.Illustrated Flora of the Northern U.St. and adjacent Canada,3 vol.The New-York Botanical Garden. Vol.II : p.484 (texte et figures).

GRABER A., 1924 - La flore des gorges de l'Areuse et du creux du Van. Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich. XCIX,p.264 (E.maculata).

GRAEBNER P., 1917 - Synopsis der mitteleuropäischen Flora : THELLUNG A. :section Anisophyllum ,Bd VII, p.423-479.

GRAVIS A., 1919 - Connections anatomiques de la tige et de la racine. Acad.royale de Belgique,Bull.de Sciences, 18 , 1919,p.227-236.

GRENIER Th. et GODRON A., 1855 - Flore de France, 3 , Paris,p.75-76.

GREGUSS P., 1959 - Holzanatomie des europaïschen Laubholzer und Straucher. Akademiai Kiado,Budapest.

GUEPIN J.P., Flore de Maine-et-Loire , D.M.T.I,2e éd.409 p.,Angers,chez Pavie. Paris,chez Baillière.

GUINET C., 1936 - Contribution à l'étude de la flore adventice de la région parisienne.Quelques espèces exotiques naturalisées au Muséum national d'Histoire naturelle et susceptibles d'être observées dans la région parisienne. Bull.Soc.Bot.Fr., 83 , p.225.

GUINOCHET M., 1965 - Notions fondamentales de botanique générale. Masson éd.

GUSSONE Joanne, 1827 - Florae Siculae Prodromus vol.1,p.539,Naples.

GUSSONE Joanne, 1842 - Florae Siculae Synopsis,Naples,Vol.I,p.531 (renvoie à Prodr. 1,p.539).

HABER J.M., 1925 - The anatomy and the morphology of the flower of Euphorbia. Annals of Botany,39,p.657-707.

HAWORTH , 1812 - Synopsis plantarum succulentorum,p.126-164. Londres.

HEGI G., 1925 - Illustrierte Flora von Mitteleuropa; 5(1) p.134-190. Münich.

HERMANN F., 1956 - Flora von Nord und Mitteleuropa.Stuttgart,p.677.
répartition des végétaux p.680-681.

HIROHITO, 1962 - Flora nasuensis edited by Biological Laboratory imperial Household.Tokyo. Sanseido(en japonais).

HUGUET P., 1964 - Euphorbia maculata L.- Observations portant sur la morphologie des stipules.
Bull.Mus.nat.hist.nat.,Paris,2e sér.,36,3, p.407-411.

HUGUET P., 1965 - Voir JOVET P. et HUGUET P.

HUGUET P., 1966 - Euphorbes de France.Section Anisophyllum : Morphologie des capsules,des stigmates,des glandes et appendices,clés de détermination.
Bull.Centr.Etud.Rech.sci.Biarritz, 6 (2) p.227-239.

HUGUET P. , 1969 - Euphorbes de France -Section Anisophyllum :Morphologie et étude statistique des graines.Clé de détermination des espèces.
Bull.Cent.Etud.Rech.sci.,Biarritz, 7 (3) p.539-583.

HUGUET P., 1969 - Euphorbia maculata L. Etude portant sur le nombre et la répartition des dents sur les feuilles.
Bull.Centr.Etud.Rech.sci.,Biarritz, 7 (4) p.825-863.

INDEX seminum Hortus botanicus Petropolitanus,IX,73 ,p.125.

JANCHEIN E., 1956 - Catalogue Florae Austriae,p.174.

JEANJEAN A.F., 1961 - Catalogue des plantes vasculaires de la Gironde.
Actes de la Soc.Linn. de Bordeaux.T.XVIX,1961,p.111.

JOVET P. , 1940 - Plantes rudérales,adventices et naturalisées de Paris et de sa banlieue.
Bull.Soc.Bot.Fr.,T.87,p.286.

JOVET P., 1949 - A propos d'Euphorbia nutans Lag et maculata L. trouvées en Savoie.
Monde des plantes,n°256,p.16.

JOVET P., 1950 - Plantes du Sud-Ouest (Landes et Pays Basque français).
Bull.Mus.nat.hist.nat.,2e sér., 22 , n° 5,p. 603-610.

JOVET P., 1950 - Euphorbia pseudo-chamaesyce Fisch.et Mey.
Monde des Plantes,n° 270-271,p.54.

JOVET P. et HUGUET P., 1965 - Notes sur Euphorbia maculata L. et Euphorbia humifusa Willd.
Bull.N.P.,n.s., 21 , p.13-17.

JOVET P. et GUEDES M., 1968 - Le Sporobolus indicus (L.)R.Br. var.fertilis(Steud.) Jov.et Guéd. naturalisé en France,avec une revue du groupe du Sporobolus indicus dans le monde.

Bull.Cent.Etud.Rech.Sci.,Biarritz, 7 (1),p.47-75.

JUSSIEU (de) A., 1823-1824 - De Euphorbiacearum generibus medicisque earundum viribus tentamen,tabulis aeneis XXXX 18 illustratum.
Mém.Mus.nat.hist.nat., 10 .Paris.

KOFLER L., 1963 - Croissance et développement des plantes.
Gauthier-Villars éd.

Kvetena CSR , 1950 - E.humifusa Willd. :dessin p. 933,texte p. 934 ; E.chamaesyce L. :texte p.934 ; E.maculata L.:texte p.934. Prague.

LAGASCA Mariano, 1816 - Genera et species Plantarum p. 17,n°217 :E.nutans.

LAMARCK , J.B.MONNET (Chevalier de),1786-1817 - Encyclopédie méthodique,2, Paris.

LAMOTTE M., 1948 - Introduction à la Biologie quantitative.Présentation et interprétation statistique des données numériques. 368 p.,83 fig. Masson,éd.

LANGE J. , 1880 - Voir WILLKOMM M. et LANGE J.

LEMESLE R., 1947 - La constitution anatomique du bois secondaire des Ipécacuanhas vrais. Rev.gén.Bot.,t.54,1947,p.138.

LEMESLE R., 1950 - Contribution à l'étude des Phanérogames adventices du Poitou. Monde des Plantes,n°273,p.79-83.

LEMESLE R., 1954 - E.maculata L. à Limoges et à Poitiers. Congrès de l'A.F.A.S. à Poitiers,p.467.

LEMESLE R., 1955 - Contribution à l'étude de quelques familles de Dicotylédones considérées comme primitives. Phytomorphology , 5 ,1955 p.11-45, India.

LE GENDRE Ch.,1914 - Catalogue des plantes du Limousin,t.1 et 2. Euphorbiacées: t. 2,p.222-228.

L'HERITIER P., 1949 - Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique. C.N.R.S.,Paris.

LID Johannes,1952 - Norsk Flora. Euphorbiacées p.440-441 , 6 espèces citées.

LINNE Car. A.(1767,écrit au crayon) - Mantissa Plantarum .Generum aditionis VI et specierum editionis II.

LINNE C., 1749-1769 - Amaenitates academica .Leipzig

LINNE C., 1753 - Species plantarum,2e ed. Stockholm p.455.

LINNE C., 1771 - Equ.Aur.Mantissa plantarum altera.Generum aditionis VI et specierum editionis II.

LITARDIERE (de) R., 1935 - Prodrome de la flore corse de J.BRIQUET, 2 (2),p.71-73. Paris.

LLOYD J., 1886 - Flore de l'ouest de la France. 4e éd. augmentée des plantes de la Gironde,des Landes,du littoral des Basses-Pyrénées par J.FOUCAUD,p.305.

LORET H. et BARRANDON A., 1876-1888 - Flore de Montpellier, 2 , 1ère éd.:1876; 2e éd./1888.

MAGNE J.H., 1879 - Voir GILLET M. et MAGNE J.H.

MARSILLY L.J.A. de C. de, 1872 - Catalogue des plantes vasculaires indigènes ou généralement cultivées en Corse.Masson éd.

MATHER K., 1965 - Analyse statistique en Biologie. "Acta" Gauthier-Villars,Paris.

MULLENDERS W., 1967 - Flore de la Belgique,du nord de la France et des régions voisines.

NEGRE R., 1962 - Petite flore des régions arides du Maroc occidental. T.II,C.N.R.S.,p.40-49.

NOZERAN R., 1955 - Contribution à l'étude de quelques structures florales.Essai de morphologie florale comparée.
Thèse,Fac.Sc. Montpellier.

OHWI Jisaburo, 1965 - Flora of Japan in English.
Smithsonian Institution Washington,D.C.,p.592-593.

OZENDA P., 1958 - Flore du Sahara septentrional et central.
CNRS,1958,p.332.

OZENDA P., 1969 - Voir CHAMPAGNAT R.,OZENDA P.,BAILLAUD L.

PINTO DA SILVA, 1956 - De Flora Lusitana Commencarii,p.34-37
Agronomia Lusitana , vol.XVIII,Tomo I.

PIOT R., 1951 - Voir STENUIT D. et PIOT R.

PLANCHON J.E., 1845 - Développemnt et caractère des vrais et des faux arilles.
Ann.Sci.nat.,3e sér.,t.3,p.275-312.

PLUKENETT L., 1691 - Phytographia MDCXCI (1691) Icones Tabulis Aeneis,Tab.LXV, Fig.8.

PLUKENETT L., 1692 - Phytographia seu...Pars tertia -Londini MDCXCII (1692).
Deuxième titre: Almagestum Botanicum sive Phytographiae Plukenetianae Onomasticon Methodo Synthetica digestum etc...

PLUKENETT L., 1696 - Londini MDCXCVI Sumptibus autoris,etc...,p.372.

PRAT H., Métamorphose explosive de l'humanité,vol.I,p.84-85-87.1 fig.
SEDES,Paris.

QUEZEL P. et SANTA S., Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales.
C.N.R.S., T.II,p.598-599.

RAFINESQUE, première publication :1810,dernière publication : 1836 (indications du PRITZEL)

- 1817 - Second decade of indescribed American plants.
Amer.Monthly mag., 2 ,p.119-120.

REICHENBACH H.G., 1841 - Icones Florae Germanicae, V , p. 131

REICHENBACH H.C., 1842 - Deutschlands Flora,ser. 2 (3),p.755.

REYNIER A., 1909 - Diverses récoltes sur le territoire d'Aix-en-Provence.
Monde des Plantes,n°61,p.43.

ROEPER J.,1824 - Enumeratio Euphorbiarum quae in Germania et Pannonia gignuntur.
Göttingen.

ROEPER J., 1846 - Die Stellung der Frucht ist von der Stellung des vorhergehenden Organen-kreises der Blume abhängig.
Bot.Zeit. IV,13, Stück :209-221 ; 14.Stück :233-247; 15 Stück : 257-265.

ROEPER J., 1860- Vorgefasste botanische Meinungen.Rostock.

ROSE E., 1899 - Florule française de Charles de l'ESCLUSE.Plante signalée par lui dans son rarorium plantarum Historia,1601.
Journ.de bot.,t.XIII,p.96.

ROUY G., 1910 - Flore de France.Soc. Sci.nat.de la Charente inférieure.
Ann.de 1909,t.XII. Euphorbes de la section Anisophyllum, p.179-181.

SAINT-LAGER (Dr) ,1897 - Voir CARIOT (Abbé) et SAINT-LAGER (Dr)

SAVAGE Spencer F.L.S.,1945 - A catalogue of the Linnean Herbarium completed and annoted by -.

SELL Yves,1969 - Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulière des phénomènes de condensation,de racémisation,d'homogénéisation et de troncature. Ann.Sc.nat. Bot.Paris,12e sér.,t.X,p.225-300.

SENAY P.,1932 - Voir DEBRAY M. et SENAY P.

SMITH A.R. and TUTIN T.G. - Flora Europaea,Vol.II p.213-216. Index p. 432-433.

SOÓ REZSŐ ,1966 - A magyar flóra és vegetáció rendszertani - növényföldrajzi kézikönyve II. Budapest,1966 p.594-595.

STEARN W.T., 1961 - Voir DANDY J.E. et STEARN W.T.

STEFANOV,1848 - Voir STOYANOV et STEFANOV.

STENUIT D. et PIOT R., 1951 - Symptômes de carence en magnésie chez les plantes agricoles et horticoles. Service pédologique de Belgique.Héverlé,p.5.

STOYANOV et STEFANOV, 1848 - Flore bulgare, p.744,n°1683.

SVENSON H.K., 1945 - On the descriptive method of LINNAEUS. Rhodora 1945: texte p. 367-368,pl.990 , p.361.

TAXON (revue), 1962 - Systematics association Committee for Descriptive Biological Terminology. II,terminologie se rapportant aux formes planes entières et symétriques. Tableau I,p.148-156 ,vol.XI, n° 5.

TEISSIER G., 1948 - La relation d'allométrie.Sa signification statistique et biologique. Biométrics, n°4 ,p. 14-53.

TEISSIER G., 1955 - Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. Biométrics, n°11 , p. 344-356.

THELLUNG A., 1907 - Die in Europa bis jetzt bekannten Euphorbia-Arten der Sektion Anisophyllum. Bull.Herb.Boiss., 2e sér., 7 , p. 741-772.

THELLUNG A., 1911-1912 - La flore adventice de Montpellier. Mém.Soc.sci.nat. et math. Cherbourg, 38 , p. 365-369.

THELLUNG A., 1917 - Euphorbia sect.Anisophyllum,in Synopsis der Mitteleuropäischen Flora d'ASCHERSON P. et GRAEBNER P., 92 lief , 7 , p.423-479. Leipzig.

THELLUNG A., 1918-1919 - Zur Terminologie der Adventiv und Ruderalfloristik (allgem.Bot.Zeitschrift, n° 9-12. Sept.déc.1918-1919,p.36-42.

THOMMEN E., 1953 - Voir à BINZ A. et THOMMEN E.

TIEGHEM Ph.van - , 1896 - Sur les deux sortes de ramification verticillée isostiqueschez les êtres vivants. Ann.Sci.nat.,8e sér.,t.2,p.351-371.

TOURLET E.H., 1908 - Catalogue raisonné des plantes vasculaires du département d'Indre-et-Loire. Euphorbes de la section Anisophyllum,p.444-445.

TRONCHET A., 1930 - Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotylédones;leurs principales modifications,leurs rapports.
Thèse de Doctorat d'Etat,Fac.Sc. Lyon.

TUEXEN R., 1950 - Grundiss einer Systematik der nitrophilen Unkrantgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas.
Mitteil.Florist.soziolg. Arbeitsg.,N.F.,Heft 2,p.94-175.

VERDUS M.C., 1964 - Les plantules des Euphorbes françaises.
Bull.Soc.hist.nat.Toulouse. t.99,fasc.1 et 2 , p. 136-156.

VERDUS M.C., 1968 - Structure de la cyathe et anomalies florales chez E.serrata L. et quelques espèces voisines.
Bull.Soc.Hist.nat.Toulouse,t.104,103e année,p.148.

VERDUS M.C., 1970 - Contribution à l'étude des plantules d'Euphorbiacées.
Thèse de Doctorat d'Etat. Toulouse

VINDT J., 1960 - Monographie des Euphorbiacées du Maroc.
1ère partie (1953) : révision et systématique. 2e partie (1960): anatomie.
Travaux de l'Institut scientifique Chérifien,sér.Bot.,n° 19.
Rabat.

WARMING E.,1870 - Ueber die Entwicklung des Blüthenstandes von Euphorbia.
Flora,Neue Reihe XXVIII, n° 25,p.385-397.

WARMING E., 1871-1873 - Le cyathium de l'Euphorbe (Euphorbia L.) est-il une fleur ou réellement une inflorescence?
Adamsonia T.,10 mars 1871-février 1873, p. 197-206.

WHEELER L.C., 1941 - Euphorbia subgenus Chamaesyce in Canada and the United States exclusive of Southern Florida.
Rhodora,vol.43,n°580,p.97-154, pl.654-668 ; n°509,p.168-205, pl.657-664 ; n°510,p.223-286, pl.665-668.

WHEELER L.C., 1945 - Rhodora 47,pl.990.

WHEELER L.C., 1946 - Rhodora 48,p. 197-200.

WILLKOMM M. et LANGE J., 1880 - Prodromi Florae Hispanicae. Vol. III.
Stuttgartiae 1880 p.488-489.

WOODWORTH R.H., 1935 - Fibriform vessel members in the Passifloraceae.
Trop.Woods, 41, 1935,p. 8.

°
° °

# A N N E X E

# I - PARTIE MATHEMATIQUE

# ETUDE STATISTIQUE DES FEUILLES

## PROGRAMMATION

-=-=-=

. Son écart-type : $\sigma_i = \sqrt{V_i}$

. Son coefficient de variation : $C_i = \frac{\sigma_i}{\bar{X}_i}$

## II. STATISTIQUE A DEUX VARIABLES

Le programme considère les variables par couple ; pour chaque couple $(X_i , X_j)$, il calcule :

. Le coefficient de corrélation entre $X_i$ et $X_j$

$$R_{ij} = \frac{\Sigma_{t=1}^{M} (X_i^t - \bar{X}_i) (X_j^t - \bar{X}_j)}{\sqrt{\Sigma_{t=1}^{M} (X_i^t - \bar{X}_i)^2 \; \Sigma_{t=1}^{M} (X_j^t - \bar{X}_j)^2}}$$

calculé en fait par la formule :

$$R_{ij} = \frac{\Sigma_{t=1}^{M} X_i^t X_j^t - \frac{1}{M} \Sigma X_i^t \Sigma X_j^t}{\left|\Sigma X_i^2 - \frac{1}{M} (\Sigma X_i)^2\right| \left|\Sigma X_j^2 - \frac{1}{M} (\Sigma X_j)^2\right|}$$

. la covariance entre $X_i$ et $X_j$

$$C_{ij} = \frac{1}{M - 1} \Sigma_{t=1}^{M} (X_i^t - \bar{X}_i) (X_j^t - \bar{X}_j)$$

La formule utilisée est :

$$C_{ij} = \frac{1}{M - 1} \left| \Sigma_{t=1}^{M} X_i^t X_j^t - \frac{1}{M} \Sigma_{t=1}^{M} X_i^t \; \Sigma X_j^t \right|$$

. Le coefficient de régression de $X_i$ en fonction de $X_j$

$$b_{i/j} = \frac{\Sigma (X_i^t - X_i) (X_j^t - X_j)}{\Sigma (X_j^t - X_j)^2}$$

calculé par : $$b_{i/j} = \frac{\Sigma X_i^t X_j^t - \frac{1}{M} \Sigma X_i^t \Sigma X_j^t}{\Sigma (X_j^t)^2 - \frac{1}{M} (\Sigma X_j^t)^2}$$

. Le coefficient de régression de $X_j$ en fonction de $X_i$

$$b_{j/i} = \frac{\Sigma (X_i^t - \bar{X}_i) (X_j^t - \bar{X}_j)}{\Sigma (X_i^t - \bar{X}_i)^2}$$

calculé par : $$b_{j/i} = \frac{\Sigma X_i^t X_j^t - \frac{1}{M} \Sigma X_i^t \Sigma X_j^t}{\Sigma (X_i^t)^2 - \frac{1}{M} (\Sigma X_i^t)^2}$$

## III. FICHIER SORTIE

. Statistique à 1 variable :

Pour chaque variable, le programme imprime :

M : sa valeur moyenne,
V : sa variance,
S : son écart-type,
C : son coefficient de variation

Sur demande, le programme perfore N cartes contenant les valeurs moyennes et les écart-types des variables du problème.

. Statistique à 2 variables :

Pour chaque couple de variables ($X_i$, $X_j$), le programme imprime :

R : le coefficient de corrélation,
C : la covariance,
IJ : le coefficient de régression simple de $X_i$ en $X_j$,
JI : le coefficient de régression simple de $X_j$ en $X_i$.

Programme extrait de :
BULL. GE-55 Réf. : 23.35.101 F
du : 16/4/68

# DETERMINATION DU CHANGEMENT D'AXES

## I. PROPOSITION DIRECTE

Soit $\boxed{Y = aX^2}$

soit le changement général d'axes définis par

$\overline{OP} = \overline{OO''} + \overline{O''p}$

c'est-à-dire :

$X = X_o + x$

$\overline{Oq} = \overline{OO'''} + \overline{O'''q}$ c'est-à-dire :

$Y = Y_o + y$

$X_o$ et $Y_o$ sont des constantes dans le système d'axes (Ox, Oy)

L'équation de la parabole devient :

$$Y_o + y = a\,(X_o + x)^2$$

$$y = a\,(x^2 + 2\,X_o x + X_o^2) - Y_o$$

$$\boxed{y = ax^2 + 2a\,X_o x + aX_o^2 - Y_o}$$

c'est-à-dire :

$\boxed{y = ax^2 + bx + c}$ où $\boxed{b = 2a\,X_o}$ et $\boxed{c = a\,X_o^2 - Y_o}$

On constate que a reste inchangé.

## II. RECIPROQUE

Soit $\boxed{y = ax^2 + bx + c}$ (1)

Existe-t-il un système d'axes (X, Y) tel que dans ce système l'équation (1) soit de la forme :

$$Y = AX^2$$

Le sommet S de la courbe a pour coordonnées :

$$x_S = -\frac{b}{2\,a}$$

$$y_S = \frac{4\,ac - b^2}{4\,a}$$

Posons donc :

$$\overline{Om} = \overline{OO''} + \overline{O''m}$$

Soit : $$x = -\frac{b}{2a} + X$$

$$\overline{On} = \overline{OO'''} + \overline{O'''n}$$

Soit : $$y = \frac{4ac - b^2}{4a} + Y$$

(1) devient :

$$Y + \frac{4ac - b^2}{4a} = a\left(X - \frac{b}{2a}\right)^2 + b\left(X - \frac{b}{2a}\right) + c$$

en développant :

$$Y = aX^2 - bX + \frac{b^2}{4a} + bX - \frac{b^2}{2a} + c - \frac{4ac}{4a} + \frac{b^2}{4a}$$

$$Y = aX^2$$

on voit alors que A = a

$$\boxed{Y = aX^2}$$

# IDENTIFICATION DES PARABOLES PAR LA METHODE DES MOINDRES CARRES

## I - PROBLEME POSE

Trouver la parabole $Y = ax^2 + bx + c$ la plus proche, au sens des moindres carrés des mesures obtenues sous la forme de la figure ci-contre.

Fig. 49

1) - Les mesures effectuées seront repérées par un indice : i. Pour une même série, i variera de 1 à une valeur ne dépassant jamais 20. (terme imposé par le matériel étudié). Ceci veut dire par exemple, que pour une série donnée de mesures (une série correspond à "feuille de telle nature, de tel ordre", éclairage en tant de temps).

$\Sigma_i y_i$ ne comprendra jamais plus de 20 termes, par exemple :

$$\Sigma_{i=1}^{3} y_i = y_1 + y_2 + y_3$$

D'autre part, pour un même $y_i$ il pourra y avoir $2x_i$ de même indice i soit : $x_{1i}$ et $x_{2i}$

donc il faut écrire :

$x_{\ell i}$ , $\ell$ étant un indice variant de 1 à 2.

on aura donc à écrire :

$$\Sigma_{\ell=1}^{2} \Sigma_i x_{\ell i}$$

ce qui veut dire par exemple : si on a une série où i varie de 1 à 3 :

$$\Sigma_{\ell=1}^{2} \Sigma_{i=1}^{3} x_{\ell i} = x_{1.1} + x_{1.2} + x_{1.3} + x_{2.1.} + x_{2.2} + x_{2.3.}$$

ce qui double le nombre des termes de la somme.

Mais dans l'étude statistique $x_{1i}$ et $x_{2i}$ sont à prendre ensemble, c'est pourquoi on écrira avec plus de simplicité :

$$\Sigma_{\ell=1}^{2} \Sigma_i x_{\ell i} = \Sigma_i x_i$$

L'indice $\ell$ ne jouant pas de rôle mathématique.

2) - Ceci étant, pour $x_i$ mesuré, il correspond $y_i$. On aimerait écrire que pour une série donnée de mesures il existe 3 coefficients : a b c tels que $y_i$ soit donné avec une bonne précision par la quantité :

$$Y_i = ax_i^2 + bx_i + c$$

Donc, on veut qu'en valeur absolue,

$$\left| y_i - Y_i \right|$$

soit la plus petite possible.

Le problème est donc de chercher les valeurs a b c qui permettent de rendre $| y_i - Y_i |$ la plus petite possible, pour tout i.

Il revient au même de chercher à rendre minimum $(y_i - Y_i)^2$ ce qui supprime les valeurs absolues. C'est ce qu'on appelle approcher par la méthode des moindres carrés.

Le problème mathématique sera donc de chercher les valeurs a b c qui rendent minimum la somme :

$$\Sigma_i \, (y_i - Y_i)^2$$

3) - Calcul de la parabole ainsi déterminée

fig. 49 Se reporter à la figure 49 pour la présentation des données.

II - SOLUTION MATHEMATIQUE

1) - Soit J la somme de : $J = \Sigma_i \, (y_i - Y_i)^2$ qu'on peut expliciter sous la forme :

$$J = \Sigma_i \left[ y_i - (ax_i^2 + bx_i + c) \right]^2$$

$$= \Sigma_i \left[ y_i - ax_i^2 - bx_i - c \right]^2$$

$$= \Sigma_i U_i^2$$

en posant $U_i^2 = (y_i - Y_i)^2$

Le problème mathématique est donc d'écrire les conditions pour que J soit minimum, a b c jouant alors le rôle de variables, les $x_i$ et les $y_i$ étant donnés par l'observation.

Il est à remarquer bien sûr, que J caractérise une série de mesures, la série ayant été définie au paragraphe I, 1)

$J = \Sigma_{1\ 2}\ U_1^2$ est une somme $U_1^2 + U_2^2 + \ldots + U_i^2 \ldots$ etc.

Cette somme comporte au plus 20 termes.

Les $U_i$ sont des fonctions du premier degré par rapport aux variables $\underline{a}$ $\underline{c}$ ou $\underline{c}$, puisque :

$$U_i = y_i - ax_1^2 - bx_1 - c$$

Il en résulte que les $U_i^2$ sont des fonctions du second degré par rapport aux variables : $\underline{a}$ $\underline{b}$ ou $\underline{c}$ et donc leur somme $\underline{J}$ puisque $\underline{i}$ est fini (nombre fini de termes).

La fonction $\underline{J}$ peut être considérée de deux manières du point de vue analytique :

. soit comme une fonction du triplet de variables $\underline{a}$, $\underline{b}$, $\underline{c}$

. soit comme une fonction de la variable $\underline{a}$
($\underline{b}$ et $\underline{c}$ étant considérés comme constants)
puis de la variable $\underline{b}$
($\underline{a}$ et $\underline{c}$ étant considérés comme constants)
puis de la variable $\underline{c}$
($\underline{a}$ et $\underline{b}$ étant considérés comme constants)

On admettra que : (si les variables $\underline{a}$, $\underline{b}$ et $\underline{c}$ sont indépendantes)

Si $\underline{J}$ est minimum par rapport à $\underline{a}$ |
si $\underline{J}$ est minimum par rapport à b | simultanément
si $\underline{J}$ est minimum par rapport à c |

alors $\underline{J}$ est minimum par rapport au triplet de variables ($\underline{a}$, $\underline{b}$, $\underline{c}$)
autrement dit :
si $\underline{J}$ est minimum à $\underline{a}$ pour une valeur $a_o$
si $\underline{J}$ est minimum à $\underline{b}$ pour une valeur $b_o$
si $\underline{J}$ est minimum à $\underline{c}$ pour une valeur $c_o$

alors J (a b c) est minimum pour le triplet ($a_o$ $b_o$ $c_o$)

2) -

$$J = \Sigma_i \, (y_i - Y_i)^2$$

$$= \Sigma_i \left[ y_i - (ax_i^2 + bx_i + c) \right]^2$$

$$= \Sigma_i \, U_i^2$$

J est donc fonction du second degré par rapport aux variables a b et c prises séparément. J ne peut donc avoir qu'un extremum par rapport à a, b ou c.

J étant une somme de carrés est une quantité positive, ce qui implique que les extrema ne peuvent être que des minima car les coefficients de $a^2$, $b^2$ et $c^2$ sont positifs. Pour se convaincre de cette réalité, il suffit d'écrire J en développant sous le signe $\Sigma$

$$J = \Sigma_i \left[ y_i - (ax_i^2 + bx_i + c) \right]^2$$

$$= \Sigma_i \left[ y_i^2 - 2y_i (ax_i^2 + bx_i + c) + (ax_i^2 + bx_i + c)^2 \right]$$

$$= \Sigma_i \left[ y_i^2 - 2y_i x_i^2 a - 2y_i x_i b - 2y_i c + x_i^4 a^2 + x_i^2 b^2 + c^2 + 2x_i^3 ab + 2x_i^2 ac + 2x_i bc \right]$$

Si on ordonne les termes par rapport aux puissances décroissantes de a, ($x_i$, $y_i$, b et c étant considérés comme des constantes) on a bien un trinome du second degré en a et de coefficient $a^2 > 0$

En effet (comme d'une somme = somme des $\Sigma$, nombre fini de termes)

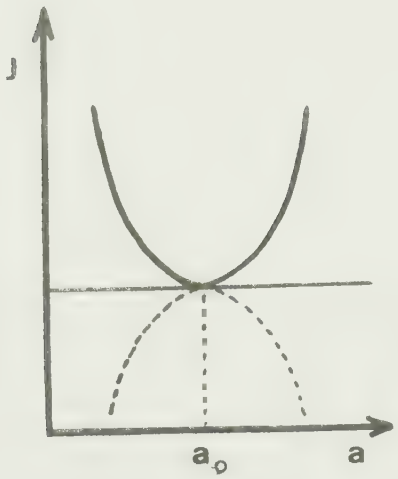
$$J = a^2 \underbrace{\Sigma_i x_i^4}_{\geq 0} + a\Sigma_i \left[ -2y_i x_i^2 + 2x_i^3 b + 2x_i^2 c \right] + \Sigma_i \left[ y_i^2 - 2y_i x_i b - 2y_i c + x_i^2 b^2 + c^2 + 2 x_i bc \right]$$

On avait les mêmes résultats en ordonnant par rapport à b (a, c, $x_i$ et $y_i$) étant considérés comme paramètres et enfin en ordonnant par rapport à c, (a, b, $x_i$ et $y_i$) jouant le rôle de paramètres.

Considérant J comme fonction de a, on écrit que J est extremum par rapport à a en écrivant que :

$\frac{\delta J}{\delta a} = 0$ dérivée partielle par rapport à a nulle.

Cet extremum sera minimum (on vient de voir pourquoi).




De même on écrira $\frac{\delta J}{\delta b} = 0$ pour exprimer que J est minimum par rapport à b.

Il en sera de même pour c.

Donc la solution mathématique de l'ajustement par la méthode des moindres carrés se traduit par le système I :

$$\frac{\delta J}{\delta a} = 0 \qquad \frac{\delta J}{\delta b} = 0 \qquad \frac{\delta J}{\delta c} = 0$$

Comme J est du second degré en a, b et c, il en résulte que les dérivées partielles sont du premier degré en a, b et c.

Le système I est donc un système de trois équations du premier degré à trois inconnues que l'on sait résoudre a, b et c étant les inconnues.

3) - Détail du calcul des dérivées

$\frac{\delta J}{\delta a}$

$$J = \Sigma_i \left[ y_i - (ax_i^2 + bx_i + c) \right]^2$$

$$= \Sigma_i U_i^2$$

Or, on sait que si U est fonction de a, la dérivée de $U^2 = 2UU'$ (U' étant la dérivée par rapport à a).

De plus :

si i est fini (vrai puisque i est au plus égal à 20) on a :

$$\Sigma_i U_i^2 = \Sigma_i 2U_i U_i'$$

$$= 2\Sigma_i U_i U_i' \quad \text{(on peut sortir une constante de } \Sigma\text{)}.$$

Ecrire : $2\Sigma_i U_i U_i' = 0$ équivaut à écrire $\Sigma_i U_i U_i' = 0$

Donc ici on a : (on considère a variable)

$$U_i = y_i - (ax_i^2 + bx_i + c)$$

d'où : $U' = -x_i^2$

la dérivée de $U_i^2$ sera : $2\, U_i U_i'$

soit : $-2\left[y_i - (ax_i^2 + bx_i + c)\right] x_i^2$

d'où : $\frac{\delta J}{\delta a} = \Sigma_i - 2\left[y_i - (ax_i^2 + bx_i + c)\right] x_i^2$

$= 2\,\Sigma - \left[y_i - (ax_i^2 + bx_i + c)\right] x_i^2$

et : $\frac{\delta J}{\delta a} = 0 \Rightarrow -\Sigma_i \left[y_i - (ax_i^2 + bx_i + c)\right] = 0$

(le signe - devant $\Sigma$ ne joue naturellement aucun rôle dans l'égalité à 0. On aurait pu le supprimer.

$\frac{\delta J}{\delta b} = 0$

$\frac{\delta J}{\delta c} = 0$

On a les mêmes calculs.

Donc finalement on obtient le système proposé au début du paragraphe 1, puis le système de 3 équations aux trois inconnues : a, b, c du 1er degré.

A partir d'ici, commence le travail proprement dit de programmation. (1)

(1) Centre de Calcul de l'E.N.S.M. (Nantes)
Etude effectuée par M. MEZENCEV, professeur.

# P R O G R A M M A T I O N

-=-=-=-=-=-=-=-=-=-

## I - PRESENTATION DES DONNEES

Les y sont des entiers avec au maximum 2 chiffres donc on peut entrer y en format F4.0 (ou en I 4) $\geq 0$ (on a choisi F4.0 pour des questions de présentation de tableaux)

x sont des nombres (tels 31,5) qu'on peut entrer en format F5.1

Selon les cas, à une valeur de y correspond une ou deux valeurs de x $x_1$ et $x_2$ $x_1$ et $x_2$ sont repérés par un indice I

Chaque liste de données porte un numéro d'ordre J et sur chaque liste chaque objet porte un numéro d'objet K

Par objet on aura donc au maximum à lire 40 couples de données qui seront rangés dans les tableaux

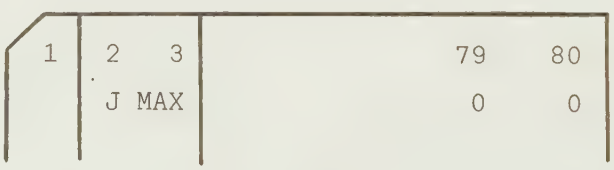
UY (M) et UX (I,M) I = 1,2 M = 1,20

Comme nous n'aurons pas dans tous les cas le même nombre de mesures, un index L MAX (I) indiquera le nombre de couples de mesures UY et UX dans une carte donnée, et ceci pour chaque objet. Ainsi on devra compter les couples au moyen d'un index L , arrêter d'entrer les données relatives à un objet lorsque L atteint L MAX.

Les mémoires X, XY, X2, X2Y, X3, X4 calculent les termes $\Sigma x$, $\Sigma xy$, $\Sigma x^2$, $\Sigma x^2y$, $\Sigma x^3$, $\Sigma x^4$.

## II - CARTES DONNEES

Carte n° 1




J MAX = nombre total de listes à traiter (ici 27)

Carte n° 2

K MAX = nombre d'objets à traiter dans la 1ère liste J.

J = ordre de la liste.

(cette perforation est non traitée par l'ordinateur)

Carte n° 3 Une carte n° 3 pour chaque nouvelle valeur de K.

| 1 | 2 3 | 4 5 | 6 | 7 8 | 9 | 10 11 | 79 80 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | J | K | | L MAX (1) | | L MAX (2) | 0 2 |

Nombre de données à traiter sur UX (1) et sur UX (2)

Lorsque le minimum d'une courbe est donné, il doit être perforé en UX (1) et en UX (2).

Exemple :

J = 1

| | |
|---|---|
| $Y_1$ = UY (M) | - 5 - 4 - 3 - 2 - 1 0 1 2 |
| $X_1$ = UX (1,M) | - 8 - 4 - 2 - 1 - 0,5 0 |
| $X_2$ = UX (2,M) | - 8 - 12 - 14 - 16 - 17 - 18 -19 |

Si les données n'existent que pour une partie de la parabole, par exemple si on ne donne que des $x_2$ , perforer L MAX (1) = 0

Carte n° 4 et suivantes - (jusqu'à K = K MAX)

| 1 | 2 3 | 4 5 | 6 | 7 8 9 | 10 11 12 13 14 | 15 | 78 | 79 80 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I1 | J | K | | U Y | U X | | | 0 4 |

8 couples de données

N° d'ordre de la carte.

I1 = 1 pour $x_1$ = UX (1,M)

I1 = 2 pour $x_2$ = UX (2,M)

UY en F4.0
UX en F5.0

Il n'est pas utile de perforer les signes + : perforer le point.

exemple : J = 1 K = 4 I = 2

| Y | ... 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|---|---|---|---|
| $X_2$ | ... - 21 | - 21,5 | | - 22 |

perforer

| Y | ... | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|---|---|---|---|---|
| $X_2$ | ... | - 21 | - 21,5 | - 21,7 | - 22 |

Si une carte n'est pas suffisante pour toutes les données (L MAX > 8) faire d'autres cartes n° 4.

Lorsque toutes les cartes relatives à une liste (c'est-à-dire une valeur de J) sont perforées, recommencer, pour la liste suivante, une carte n° 2, une carte n° 3, etc...

Les numéros d'ordre en colonnes 79 et 80 seront repris à 01 pour chaque carte n° 2 , c'est-à-dire pour chaque feuille.

## III - SORTIES

Pour chaque valeur de K le programme imprime :

. Le numéro d'ordre de la liste : J

. Celui de l'objet traité : K

. Les données $x_1$, $y$, $x_2$, $y$ telles qu'elles sont fournies.

. Les coefficients a, b, c de la parabole la meilleure.

exemple : 0,701 E - 01 signifie :

$0{,}701 \ 10^{-1} = 0{,}0701$

(La machine écrit : A, B, C, pour a, b, c)

. La parabole calculée sous la forme :

$X_1$ (données du problème)

$Y_1 = AX_1^2 + BX_1 + C$

$X_2$ (données du problème)

$Y_2 = AX_2^2 + BX_2 + C$

Un saut à la page a lieu chaque fois que l'on aborde une nouvelle valeur de J.

IV - ARRETS

La machine s'arrête en fin de calculs.

Elle peut encore s'arrêter : en imprimant P A U S E 25
si les données sont mal choisies (déterminant nul dans le calcul de A B C)

en imprimant P A U S E 27
s'il y a une erreur de perforation des cartes données L MAX ou si L MAX < 0.

# ETUDE STATISTIQUE DES GRAINES

## PROGRAMMATION

-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-=-

## I. PRESENTATION GENERALE

Les données numériques sont perforées sur cartes selon un cliché quelquonque unique et défini par une carte paramètre "ENTREES" en début d'exploitation. Cette possibilité permet ainsi d'analyser des fichiers déjà existants.

L'exploitation du P.A.S. présente quatre parties principales :

1. Statistiques à 1 variable
   - Moyenne
   - Variance
   - Ecarts-types

2. Statistiques à 2 variables
   - Covariance
   - Coefficient de regression
   - Coefficients de corrélation

3. Statistiques à 3, 4 ou 5 variables
   - Coefficient de régression partielle
   - Coefficient de corrélation partielle
   - Constante d'estimation

4. Exploitation de la regression
   - Calcul des valeurs estimées
   - Coefficient de correlation multiple

Afin de stocker le minimum d'information en mémoire centrale, un traitement intermédiaire est effectué au niveau de la lecture des cartes permettant ainsi l'analyse de fichiers importants. Les données doivent être positives et le cumul $\Sigma X_i$ pour une variable donnée ne doit pas dépasser 12 positions.

Un premier passage à 300 cartes/minute permet d'effectuer les 3 premières parties du programme. Un deuxième passage à 150 cartes/minute permet ensuite d'effectuer l'exploitation de la regression.

Les résultats sont obtenus sur l'imprimante.

## II. DESCRIPTION DETAILLEE

### 1. Statistiques à une variable

Pour chaque variable, le programme P.A.S. calcule systématiquement :.

1) La moyenne

$$\bar{X}_i = \frac{1}{N} \Sigma X_i$$

N = nombre de données pour une variable
N est le même pour toutes les variables.
$\Sigma X_i$ = cumul de N données relatives à la variable $X_i$

2) La variance

$$V_i = \frac{1}{N-1} \Sigma (X_i - \bar{X}_i)^2 = \frac{1}{N-1} [\Sigma X_i^2 - (\Sigma X_i)^2 / N]$$

3) L'écart type

$$S_i = \sqrt{V_i}$$

### 2. Statistiques à 2 variables

Dans le cas de 2, 3, 4 ou 5 variables, le programme enchaine sur cette deuxième partie et calcule pour tous les couples de variables $(X_i\ X_j)$ :

1) Le coefficient de correlation

$$R_{ij} = \Sigma (X_i - \bar{X}_i)(X_j - \bar{X}_j) / \sqrt{\Sigma (X_i - \bar{X}_i)^2 \Sigma (X_j - \bar{X}_j)^2}$$

soit

$$r_{ij} = \frac{\Sigma X_i X_j - (\Sigma X_i)(\Sigma X_j) / N}{\sqrt{(\Sigma X_i^2 - (\Sigma X_i)^2 / N)\ (\Sigma X_j^2 - (\Sigma X_j)^2 / N}}$$

2) La covariance

$$c_{ij} = \frac{1}{N-1} \Sigma (X_i - \bar{X}_i)(X_j - \bar{X}_j) = \frac{1}{N-1} [\Sigma X_i X_j - (\Sigma X_i)(\Sigma X_j) / N]$$

3) Coefficient de regression de $X_i$ en fonction de $X_j$

$$b_{i,j} = \frac{\Sigma (X_i - \bar{X}_i)(X_j - \bar{X}_j)}{\Sigma (X_j - \bar{X}_j)^2} = \frac{\Sigma X_i X_j - (\Sigma X_i)(\Sigma X_j) / N}{\Sigma X_j^2 - (\Sigma X_j)^2 / N}$$

## III. DESCRIPTION DU FICHIER

La mise en oeuvre du P.A.S. nécessite deux passages, mais seules les cartes paramètres du fichier doivent être modifiées, les cartes DONNEES restant les mêmes.

### 1. Cartes DONNEES.

Les données relatives aux différentes variables $X_1$ $X_2$....$X_5$ doivent être perforées sur une même carte, selon un profil absolument quelquonque, défini par la carte paramètre ENTREES.

Les zones données peuvent être au maximum sur 12 positions, sans signe, avec cadrage à droite.

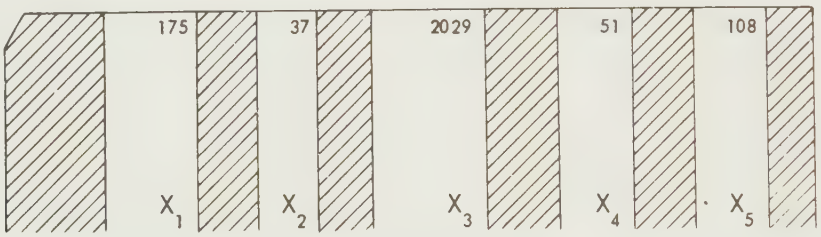



Fig. 1 (Carte DONNEES à 5 variables)

### 2. Carte paramètre ENTREES

Elle a pour rôle de définir le profil des cartes DONNEES, et doit par conséquent être lue en premier. Dans le cas des 5 variables, on peut avoir au maximum 11 zones à définir (Fig. 1)

La carte paramètre comporte donc 11 zones de 3 positions de la colonne 1 à 33 permettant :

de définir la longueur des différentes zones de la carte DONNEES
de préciser s'il s'agit d'une donnée relative à une variable $X_1$, $X_2$...$X_5$, ou bien s'il s'agit d'une zone non significative.

De plus en colonne 80 est indiqué sur combien de variables portera l'analyse.

II - *Euphorbia jovetii*, nov. sp.

# E U P H O R B I A  J O V E T I I

Cette Euphorbe a été récoltée au Boucau,près de Bayonne, dans le département des Pyrénées-atlantiques,le 24 octobre 1969 sur l'emplacement des anciennes forges de l'Adour,devant les bâtiments,actuellement en ruines de l'administration. Elle existe aussi dans les environs immédiats,le long des voies ferrées de raccordement avec la ligne Paris-Hendaye,au nord du territoire des forges,ainsi que sur les quais de l'Adour,entre la cimenterie et le port.

Le type est déposé au Muséum national d'histoire naturelle de Paris.

Les cotypes sont déposés dans les herbiers suivants : Herbier P. JOVET, Paris; Herbier P. HUGUET, Saumur; Herbier J. VINDT, Bordeaux; Herbier M. PIRON, Saumur.

Je suis heureux de dédier cette nouvelle espèce à mon maître et ami M. Paul JOVET.

Euphorbia jovetii ,nov.sp. - Ab E.maculata L. differt praecipue caulibus numerosis (usque ad 20) magis ramosis, "secundis ramis" altioribus,rosulae diametrum usque ad 80 cm habentis figuris; foliis haud maculatis falciformis,dentibus numerosis; involucri glandulis appendice latissima - Legi comitatus Paul JOVET cui grato animo dicatum volui, october 1969. Holotypus in herb.Mus.nat.hist.nat.Paris; isotypus in herb. P.HUGUET.
Hab.:Le Boucau (Pyr.atl.) portus ferri stercore.

C'est une Euphorbe prostrée à tiges rouges,villeuses,disposées en rosettes de 10 à 80 cm de diamètre et comprenant jusqu'à 20 tiges rayonnantes d'ordre 1. Ces tiges, ou axes d'ordre 1,portent des axes d'ordre 2 bien développés, eux-mêmes ramifiés en axes d'ordre 3 courts puis d'ordre 4 et même d'ordre 5,ces derniers,non mesurables.
Les axes d'ordre 3 forment de chaque côté du rameau d'ordre 2 de petites "grappes" courtes. Pour faire image,on peut dire que E.jovetii porte sur

**EUPHORBE de JOVET**

Euphorbia Jovetii Huguet

ses axes d'ordre 2 des "E.maculata L." de type normal très développées, alors que E.maculata L. normal porte sur ses axes d'ordre 2 de petites "grappes" turbinées très courtes.

Les feuilles,surtout les caulinaires,sont falciformes et très dentées sur leurs bords. Leur teinte varie du vert émeraude au rouge sang en passant par des teintes jaune verdâtre. Il n'y a jamais trace de macule. Les feuilles d'ordre 2 sont appliquées sur le sol et ont entre elles une position parallèle: à l'oeil nu,l'ensemble des feuilles est disposé comme les barreaux d'un échelle. Les appendices des glandes sont blancs,le plus souvent trilobés et visibles à l'oeil nu.

Cette Euphorbe,très proche d'E.maculata L. avec laquelle elle a été confondue jusqu'à présent s'en distingue bien par les caractères suivants :

| CARACTERES | E. jovetii | E.maculata |
|---|---|---|
| Nombre de tiges partant du collet | 20 environ | 4 à 6 |
| Ramification des axes | ordres 1 à 5 | Ordres 1 à 3 |
| Axes d'ordre 2 | très longs | très courts |
| Axes d'ordre 3 | courts | non mesurables |
| Aspect des "grappes" latérales (axes d'ordre 2) (feuilles) | feuilles disposées en barreaux d'échelle,à plat sur le sol. | aspect touffu,turbiné, = "grappes" |
| Position des "grappes" latérales .. sur les axes | d'ordre 3 | d'ordre 2 |
| Feuilles | cambrées,falciformes | elliptiques,cordées à la base |
| Couleur | vert émeraude<br>jaune verdâtre<br>rouge sang fréquent | gris foncé<br>rouge pourpre<br>rarement vert foncé |
| macule | toujours absente | présente,au moins sur les feuilles caulinaires |
| glandes de la cyathe | vert pâle | vert pâle |
| Appendices | grands,blancs,visibles à l'oeil nu | très petits,roses,visibles à la loupe seulement. |
| diamètre des rosettes | 10 à 80 cm et plus | 10 à 20 cm maximum |